

Токарев Ю.Н., Евстигнеев П.В., Машукова О.В.

ПЛАНКТОННЫЕ БИОЛЮМИНЕСЦЕНТЫ МИРОВОГО ОКЕАНА:

видовое разнообразие,
характеристики светового излучения в норме
и при антропогенном воздействии



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
«ИНСТИТУТ МОРСКИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИССЛЕДОВАНИЙ ИМ. А.О. КОВАЛЕВСКОГО РАН»

Токарев Ю.Н., Евстигнеев П.В., Машукова О.В.

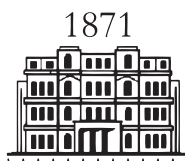
ПЛАНКТОННЫЕ БИОЛЮМИНЕСЦЕНТЫ МИРОВОГО ОКЕАНА:

видовое разнообразие,
характеристики светоизлучения в норме
и при антропогенном воздействии



Издательство
Норіанда

Симферополь



ИМБИ - IMBR

Севастополь

2016

УДК 577.336:574.583
ББК 28.082
Т 51

Т 57 Токарев Ю.Н., Евстигнеев П.В., Машукова О.В.
**ПЛАНКТОННЫЕ БИОЛЮМИНЕСЦЕНТЫ МИРОВОГО
ОКЕАНА: видовое разнообразие, характеристики светоиз-
лучения в норме и при антропогенном воздействии. –**
Симферополь: Н.Оріанда, 2016. – 340 с. ил.
ISBN 978-5-9906395-7-7

УДК 577.336:574.583
ББК 28.082

ISBN 978-5-9906395-7-7

© Токарев Ю.Н., Евстигнеев П.В.,
Машукова О.В., 2016
© «Н.Оріанда», макет, оформление, 2016

СОДЕРЖАНИЕ

Перечень условных обозначений, символов, единиц и терминов	9
ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРОВ.....	11
ВВЕДЕНИЕ.....	15

ГЛАВА I. МЕТОДОЛОГИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБРАБОТКИ ПАРАМЕТРОВ ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ МИРОВОГО ОКЕАНА И ХАРАКТЕРИСТИК СВЕТОИЗЛУЧЕНИЯ ПЛАНКТОНТОВ	19
1.1. Поле биолюминесценции Мирового океана: основные понятия и размерности.....	19
1.2. Лабораторные исследования биолюминесценции планктона.....	26
1.2.1. Методика сбора и подготовки организмов к экспериментам...	27
1.2.2. Анализ методов изучения биолюминесценции планктонных организмов.....	28
1.2.3. Аппаратурный комплекс и методика химической стимуляции свечения планктонных организмов	34
1.2.4. Аппаратурный комплекс и методика электрической стимуляции биолюминесценции планктонтов	38
1.2.5. Аппаратурный комплекс и методика изучения спонтанной биолюминесценции планктонных организмов	39
1.2.6. Методика постановки радиобиологических и токсикологических экспериментов	40
1.2.7. Методика обработки результатов инструментальной регистрации характеристик поля биолюминесценции и параметров светового излучения планктонных организмов.....	43

ГЛАВА II. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СВЕЯЩИХСЯ ПЛАНКТОНТОВ.....	46
2.1. Микропланктон	48
2.1.1. Бактериопланктон.....	49
2.1.2. Фитопланктон	55
2.1.3. Микрозоопланктон	78
2.2. Мезо- и макропланктон.....	80

ГЛАВА III. ВИДОВАЯ СПЕЦИФИЧНОСТЬ И НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕНЕРАЦИИ СВЕТА ПЛАНКТОНТАМИ	106
3.1. Вариабельность характеристик биолюминесценции планктона при различных видах стимуляции.....	106

3.1.1. Параметры биолюминесценции динофлагеллят при химической и электрической стимуляциях.....	106
3.1.2. Изменчивость характеристик светоизлучения морских копепод при различных видах раздражения.....	109
3.1.3. Вариабельность параметров свечения черноморских ктенофор при химической и механической стимуляциях	115
3.2. Изменение параметров светоизлучения планктонтов в онтогенезе.....	118
3.3. Спонтанное светоизлучение планктонных организмов.....	135
3.4. Характеристики раздражимости планктонных организмов.....	138
3.4.1. Исследование раздражимости копепод по их двигательной и биолюминесцентной реакции	138
3.4.2. Биолюминесценция копепод как функция частоты раздражения.....	146
3.4.3. Сравнительная оценка характеристик раздражимости биолюминесцентных разных систематических групп	151
3.5. Видовая специфичность размещения и дифференциальной активности биолюминесцентных желез у ракообразных (копеподы, остракоды).....	155

ГЛАВА IV. ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ПАРАМЕТРЫ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ, ХАРАКТЕРИСТИКИ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПЛАНКТОНТОВ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ОКЕАНА.....

4.1. Влияние освещённости на биолюминесценцию планктонтов.....	166
4.2. Воздействие температуры на вариабельность характеристик светоизлучения планктонных организмов	177
4.3. Модификация параметров светоизлучения планктонных организмов в условиях различной солёности.....	187
4.4. Роль светящегося планктона в функционировании планктонных сообществ Мирового океана	194
4.4.1. Влияние видовой структуры планктонных сообществ на параметры поля биолюминесценции в морях Средиземноморского бассейна и в тропической зоне Атлантического океана	194
4.4.2. Светящиеся Copepoda (Crustacea) и интегральные характеристики планктонных сообществ эпипелагиали Южной Атлантики	211

ГЛАВА V. ВОЗДЕЙСТВИЕ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ПЛАНКТОННЫХ БИОЛЮМИНЕСЦЕНТОВ И ПАРАМЕТРЫ ИХ СВЕТОИЗЛУЧЕНИЯ.....

5.1. Резистентность к ионизирующему излучению одноклеточного планктона при различных характеристиках среды.....	220
---	-----

5.2. Исследование адаптации планктонных биолюминесцентных организмов к воздействию гамма-облучения по параметрам их светового излучения	229
5.3. Действие углеводов на стимулируемую биолюминесценцию планктонных организмов	238
5.4. Влияние тяжёлых металлов на жизнедеятельность и параметры светового излучения планктонных организмов	248
5.4.1. Реакция одноклеточного планктона на воздействие тяжёлых металлов	248
5.4.2. Реакция ктенофор на воздействие тяжёлых металлов	257
5.5. Воздействие загрязнителей на спонтанную биолюминесценцию ночесветки	280
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	285
ЛИТЕРАТУРА	289

CONTENTS

List of conditional marks, symbols, units and terms	9
PREFACE OF AUTHORS	13
INTRODUCTION	17
 CHAPTER 1. METHODOLOGY OF RESEARCH AND PROCESSING OF THE WORLD OCEAN BIOLUMINESCENCE FIELD PARAMETERS AND CHARACTERISTICS OF PLANKTONS LUMINESCENCE	
1.1. The World ocean bioluminescence field: the main concepts and dimensions	19
1.2. Laboratory studies of the plankton bioluminescence	26
1.2.1. Methodics of sampling and preparation of organism for experiments	27
1.2.2. Analysis of studying plankton organisms bioluminescence methods	28
1.2.3. Apparatus complex and methods of the plankton organisms luminescence chemical stimulation	34
1.2.4. Apparatus complex and methods of planktons bioluminescence electric stimulation	38
1.2.5. Apparatus complex and methods of the plankton organisms studying spontaneous bioluminescence	39
1.2.6. Methods for conduction of radiobiological and toxicological experiments	40
1.2.7. Methods for processing the results of the bioluminescence field characteristics and parameters of the plankton organisms light emission instrumental registration	43
 CHAPTER II. LUMINESCENT PLANKTONS SPECIES DIVERSITY	
2.1. Microplankton	48
2.1.1. Bacterioplankton	49
2.1.2. Phytoplankton	55
2.1.3. Microzooplankton	78
2.2. Meso- and macroplankton	80
 CHAPTER III. SPECIES SPECIFICITY AND SOME PHYSIOLOGICAL LAWS IN THE PLANKTONS LIGHT GENERATION	
3.1. Variability of the plankton bioluminescence characteristics under different types of stimulation	106

3.1.1. Parameters of dinoflagellates bioluminescence under chemical and electric stimulations	106
3.1.2. Changeability of marine copepods luminescence characteristics under different types of irritation	109
3.1.3. Variability of the Black sea ctenophores luminescence parameters under chemical and mechanical stimulations	115
3.2. Changes of the planktons luminescence parameters in ontogenesis ..	118
3.3. Spontaneous luminescence of the plankton organisms	135
3.4. The characteristics of the plankton organisms irritability	138
3.4.1. Studies of copepods irritability by their motile and bioluminescent reactions	138
3.4.2. Copepods bioluminescence as a function of irritation frequency	146
3.4.3. Comparative evaluation of irritability characteristics in different systematic groups bioluminescents	151
3.5. Species specificity of the bioluminescent glands in crustaceans (copepods, ostracods) location and differential activity	155

CHAPTER IV. INFLUENCE OF NATURAL ABIOTIC FACTORS ON PARAMETERS OF BIOLUMINESCENCE, CHARACTERISTICS OF THE PLANKTONS LIFE ACTIVITY AND FUNCTIONING OF THE OCEAN PLANKTON COMMUNITIES	166
4.1. Influence of light on the planktons bioluminescence	166
4.2. Influence of temperature on variability of plankton organisms luminescence characteristics	177
4.3. Modification of plankton organisms luminescence parameters under conditions of different salinity	187
4.4. The role of luminescent plankton in functioning of the World ocean plankton communities	194
4.4.1. Influence of the plankton communities species structure on parameters of the bioluminescence field in the seas of Mediterranean basin and in the tropic zone of Atlantic ocean	194
4.4.2. Luminescent copepods (Crustacea) and integral characteristics of the plankton communities of epipelagial of the Southern Atlantic	211

CHAPTER V. INFLUENCE OF THE ANTHROPOGENIC POLLUTION ON PLANKTON BIOLUMINESCENTS AND PARAMETERS OF THEIR LIGHT EMISSION	219
5.1. Resistance to ionizing radiation of the unicellular plankton under different environment characteristics	220
5.2. Research of the plankton bioluminescents adaptation to effect of gamma-radiation by parameters of their luminescence	229

5.3. Action of hydrocarbons on stimulated bioluminescence of the plankton organisms.....	238
5.4. Influence of heavy metals on life activity and parameters of planktons light emission	248
5.4.1. Reaction of unicellular plankton on effect of heavy metals	248
5.4.2. Reaction of ctenophores on heavy metals influence	257
5.5. Effect of pollutants on <i>Noctiluca scintillans</i> spontaneous bioluminescence	280
CONCLUSION.....	287
LITERATURE.....	289

ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ, СИМВОЛОВ, ЕДИНИЦ И ТЕРМИНОВ

- А — амплитуда биолюминесценции организма, $\text{квант} \cdot \text{с}^{-1} \cdot \text{см}^{-2}$;
- БП (Вр) — биолюминесцентный потенциал: усредненный по времени измерения и отнесённый к единице просмотренного объёма лучистый поток $V(t)$, излучаемый планктонными организмами в темновой камере батифотометра за промежуток времени t ;
- ВОВ — взвешенное органическое вещество, г;
- ИнБЮМ НАНУ — Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского Национальной Академии Наук Украины;
- ФГБУН ИМБИ РАН — Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского Российской академии наук»;
- л — литр;
- МГИ НАНУ — Морской Гидрофизический Институт Национальной Академии Наук Украины;
- ФГБУН МГИ РАН — Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Морской Гидрофизический Институт Российской академии наук»;
- мг — миллиграмм;
- мин — минуты;
- мкм — микрометр;
- $\text{мкВт} \cdot \text{см}^{-2}$ — энергия высвечивания планктонных организмов в микроваттах, приходящаяся на 1 см^2 фотокатода ФЭУ;
- МПТ — Межпассатное противотечение;
- НИС — научно-исследовательское судно;
- РОВ — растворённое органическое вещество, г;
- ОЧТ — основное черноморское течение;
- ПБ — поле биолюминесценции: суммарный световой поток в толще воды без астрономической составляющей, создаваемый совокупностью светящихся организмов;
- ПДК — максимальная концентрация вредного вещества, при которой в водоёме не возникает последствий, нарушающих его рыбохозяйственную ценность;
- ПХБ — полихлорбифенолы;
- с — секунды;
- сут — сутки;

- СПТ – Северное пассатное течение;
Т°С – температура водной среды в градусах Цельсия;
ТМ – тяжёлые металлы;
ФЭУ – фотоэлектронный умножитель;
ч – час;
экз. – экземпляр;
ЮПТ – Южное пассатное течение;
С_{орг} – концентрация органического углерода, мкг·л⁻¹;
Е – энергия свечения (квантовый выход биолюминесцентной реакции), квант·см⁻²;
L – общая продолжительность светоизлучения, с;
n – количество исследуемых организмов в эксперименте;
R₁ – максимальная интенсивность потребления O₂, мкл·мл⁻¹·ч⁻¹;
S_‰ – солёность водной среды в промилле;
W – органическая масса тела;
р·ч⁻¹ – мощность цезиевого источника γ-излучения, рентген/час;
Гр – доза облучения в граях;
ЛД₅₀ – выживаемость 50% облучённых организмов за определённый промежуток времени.

«Если бы я ждал совершенства – я никогда не закончил бы ни одного дела».

Тай Тун (13-й век)

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРОВ

Несмотря на то, что литературные описания морской биолюминесценции Анаксименес, Аристотель и Плиний дали тысячи лет назад, первый фундаментальный труд Е.Н. Гарвея (E.N. Harvey) о её генераторах (светящихся организмах или биолюминесцентах) появился немногим более 60 лет назад – [Harvey, 1952]. Американские и английские исследователи Boden B.P., Campa E.N., Clarke G.L., Nicol J.A.C., Tett P.B., Kelly M.G., Case J., Swift E., Herring P.J. и ряд других стали пионерами в изучении биолюминесценции Мирового океана, оценки её экологической и информационной нагрузок, исследовании видового состава светящихся организмов и использовании характеристик светоизлучения гидробионтов для целого круга задач прикладного характера.

Не менее впечатляющие достижения в этом плане у советских учёных. В ходе многочисленных морских экспедиций бывшего СССР, выполненных в 60 – 90-е годы прошлого столетия, изучению характеристик биолюминесценции, в том числе вопросам инвентаризации, в первую очередь, планктонных биолюминесцентов, уделялось постоянное внимание. Свидетельством этому является значительный объем публикаций по этой проблеме коллектива под руководством академика И.И. Гительзона (Ин-т физики им. Л.В. Киренского АН СССР, Красноярск; ныне – Ин-т биофизики РАН, Красноярск), возглавляемой к.б.н. Э.П. Битюковым лаборатории биолюминесценции (ИнБЮМ НАН Украины, Севастополь) и наших коллег из отдела оптики МГИ НАН Украины, а также сотрудников ИОАН им. Ширшова РАН (в первую очередь, Н.И. Тарасова, Г.С. Карабышева, Ю.А. Рудякова, В.Б. Цейтлина и Ю.А. Лабаса). Именно советской школе естествоиспытателей принадлежат важнейшие достижения в изучении пространственно-временной изменчивости полей биолюминесценции, их вертикальной структуры, оценки физиологического состояния биолюминесцентов по параметрам их светоизлучения. Именно советской школе биофизиков моря принадлежат идеи использования характеристик поля биолюминесценции для визуализации структурированности пелагических сообществ, а оптического спектра свечения моря – для повышения эффективности лова рыбы на свет.

Однако и к настоящему времени каталогизация светящихся организмов Мирового океана далеко не завершена [Гительзон и др., 1992; Евстигнеев, Битюков, 1990 а; Токарев, 2006; Haddock et al., 2010; Herring, 1976 а,в, 1978,1980,1989; Marcinko et al., 2013; Poupin et al., 1999]. Это объясняется, в

первую очередь, наличием суточной и сезонной ритмики светоизлучения у гидробионтов, существованием внутривидовых вариетет, “рас” или клонов, различающихся по способности продуцировать свет, сложностью изучения биолюминесценции глубоководных организмов в нативном состоянии и т.д. Хорошо представляя сложность подобного предприятия, связанную с отсутствием устоявшихся взглядов на систематику ряда организмов, различие применяемых в разных странах методик инвентаризации планктонных биолюминесцентов и используемых при этом аппаратурных комплексов, и т.д., авторы решили ограничить рамки данной монографии исключительно планктонными организмами. Однако даже столь неполное представление о распространении феномена биолюминесценции среди пелагических сообществ будет, несомненно, полезным для многочисленного отряда морских биологов и экологов. Кроме того, авторы надеются на то, что настоящее издание послужит поводом для плодотворной дискуссии специалистов различных научных направлений по актуальным вопросам теоретической биологии – роли оптического канала в формировании информационной среды морских организмов, познания экологической нагрузки свечения простейших, изучения роли хемилюминесцентных реакций в энергетическом балансе организма и т.д.

Авторы выражают искреннюю признательность российским коллегам из Института биофизики РАН и сотрудникам отделов планктона, функционирования морских экосистем, радиационной и химической биологии Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины (ныне Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Института морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского Российской академии наук»), с которыми им посчастливилось работать на протяжении 50 лет, а также коллегам из других учреждений Украины и России, плодотворные дискуссии по теоретическим аспектам биолюминесценции с которыми способствовали подготовке к изданию настоящей монографии.

Считаем своим долгом также особо отметить важнейшую роль инженеров и планктонологов отдела биофизической экологии ИнБЮМ НАН Украины (ныне – ФГБУН ИМБИ РАН), в первую очередь – ведущих инженеров В.И. Василенко, Л.М. Хлыстовой и Б.Г. Соколова, непосредственно участвовавших в проведении ряда экспериментов и деливших с авторами трудности многомесячных плаваний и многосуточных полигонов. Особую благодарность авторы выражают своим учителям – организаторам и зачинателям на Украине биолюминесцентных исследований – члену-корреспонденту НАН Украины, доктору биологических наук Владимиру Николаевичу Грезе и кандидату биологических наук Эдуарду Павловичу Битюкову. С сожалением и глубокой скорбью мы вынуждены сообщить коллегам о безвременной кончине одного из авторов данной монографии – Павла Владимировича Евстигнеева, заставшей его в разгар работы над нею. Павел Владимирович оставил яркий след в исследовании биолюминесценции пелагических сообществ Атлантического океана, и его творческое наследие явилось одним из базисов данной работы. Светлая память о них, замечательных ученых и прекрасных людях, служила нам стимулом при работе над монографией.

“I would never have finished any my work
just expecting it to be realized completely”
Thai Thun (13-th age)

PREFACE

In spite the fact that literature description of the marine bioluminescence has been given by Anaximenes, Aristotel and Pliniy thousands years ago the first fundamental work of E.N. Harvey about its generators (luminescent organisms or bioluminescents) appeared not more than 60 years ago [Harvey, 1952]. American and British researchers Boden B.P., Campa E.N., Clarke G.L., Nicol J.A.C., Tett P.B., Kelly M.G., Case J., Swift E., Herring P.J. and a number of others became pioneers in studying bioluminescence of the World ocean, evaluation of its ecological and informative load, studies of the luminescent organisms species composition and usage of the hydrobionts luminescence characteristics for quite a number of applied tasks.

The soviet scientists also have not less impressive achievements in this field. During numerous marine expeditions of the former USSR, realized in 60-ties – 90-ties of the last century constant attention was paid to the studies of the bioluminescence characteristics as well as to the problems of inventory, first of all of the plankton bioluminescents. Considerable volume of publications on this problem testifies to this: those of collective led by academician I.I. Gitelzon [L.V. Kirensky Institute of physics, AS USSR, Krasnoyarsk, nowadays – Institute of biophysics, RAS, Krasnoyarsk), those of headed by PhD E.P. Bityukov laboratory of bioluminescence (IBSS, NAS of Ukraine, Sevastopol) and our colleagues from the department of optics, MHI HAS of Ukraine, as well as researchers from the Shirshov IOAN, RAS (first of all N.I. Tarasov, G.S. Karabyshev, Yu.A. Rudyakov, V.B. Tseytlin and Yu.A. Labas). The most important achievements in studies of the spatial – temporal changeability in the bioluminescence fields, their vertical structure, evaluation of the bioluminescents physiological condition by the parameters of their light emission belong just to the soviet school of naturalists. Ideas of using the bioluminescence field characteristics for visualization of the pelagic communities structuredness and optic spectrum of the sea luminescence – for increasing effectiveness of fishing with light belong just to the soviet school of marine biophysics.

But even by the present time inventory of the World ocean luminescent organisms is far of being completed [Gitelzon et al., 1992; Evstigneev, Bityukov, 1990; Tokarev, 2006; Herring, 1976, 1978, 1980, 1989; Poupin et al., Haddock et al., 2010; Marcinko et al., 2013]. This is explained by a number of facts. To them belong, first of all, quite recent appearance of a technique for registration of weak light flows, availability of daily and season rhythms in light emission in hydrobionts, existence of the intraspecific varietets, “races” or clones, differing

in their ability to produce light, complexity in studying deep-water organisms bioluminescence in the native state etc.

Having good complexity of such work, connected with absence of stable views on systematic of a number of organisms, difference of used in different countries methods of the plankton bioluminescents inventory and used for this device complexes, etc the authors decided to limit this monograph exclusively by the plankton organisms. But even such not complete picture of the bioluminescence phenomenon distribution among pelagic communities will be for sure for numerous detachment of marine biologists and ecologists. Besides the author hope that present issue will serve as a stimulus for fruitful discussion of specialists of different scientific directions at actual problems of theoretical biology – a role of optic channel in formation of the marine organisms informative medium, learning ecological load of protozoa luminescence, studies of the chemiluminescence reactions role in the organism energetic balance etc.

The authors are sincerely grateful to Russian colleagues from the Institute of biophysics, RAS and colleagues from departments of plankton, functioning of marine ecosystems, radiation and chemical biology of the A.O. Kovalevsky Institute of biology of the southern seas, NAS of Ukraine (now Federal state budget institution of science (The A.O. Kovalevsky Institute of marine biological research, RAS), with whom we were happy to work together for 50 years, as well as colleagues from other institutions of Ukraine and Russia; fruitful discussions with them on theoretical aspects of bioluminescence facilitated preparation of the present monograph for publication. We feel ourselves obligated to mark especially most important role of engineers and planktonists of the department of biophysical ecology, IBSS NAS of Ukraine (now – FSBI IMBI RAS), first of all – leading engineers V.I. Vasilenko, L.M. Khlystova and B.G. Sokolov, directly participating in conduction of a number of experiments and sharing with the authors difficulties of many-months cruises and many-days experimental sites.

The authors are especially grateful to their teachers – organizers and initiators of bioluminescent investigations in Ukraine – corresponding member of NAS of Ukraine, doctor of biological sciences Vladimir Nikolayevich Greze and PhD Eduard Pavlovich Bityukov. With deep sorrow we have to inform colleagues about sudden death of one of the authors of the given monograph – Pavel Vladimirovich Evstigneev, which occurred during his work on it. Pavel Vladimirovich left bright trace in researches of bioluminescence of the Atlantic ocean pelagic communities and his creative heritage is one of the given work bases.

Bright memory about them, outstanding scientists and excellent people served us as a stimulus in working on the monograph.

ВВЕДЕНИЕ

В отличие от сверхслабой биохемилюминесценции, биотермохемилюминесценции, радиохемилюминесценции, сверхслабого свечения живых организмов и фотосинтетической хемилюминесценции классическая биолуминесценция присуща только живым организмам, имеющим специализированный ферментативный аппарат, или их биосубстратам [Журавлев и др., 1965 а, б].

Биолуминесценция, кинетические закономерности которой тесно связаны с кинетикой и механизмом порождающих её химических реакций и процессов метаболизма, – существенный элемент функционирования пелагических сообществ [Битюков и др., 1996; Гительзон и др., 1992; Токарев, 2006; Gitelson, Levin, 1989; Morin, 1983]. Это связано с важнейшей экологической ролью света в жизни гидробионтов, в том числе в формировании их пространственной неоднородности [Yentsch, Plinney, 1989; Rodriguez-Micege, Pacheco-Costelao, 1989]. Действительно, законы распространения света в морской воде и его оптический спектр снижают эффективность астрономической составляющей светового поля на глубинах, превышающих уже первые десятки метров [Пелевин, 1983; Цейтлин, Рудяков, 1989; Pennisi, 2012; Young et al., 1979]. Таким образом, ниже фотического слоя только биолуминесценция по своим амплитудным и спектральным параметрам может служить средством обмена информацией между гидробионтами (внутривидового общения, охоты и т.д.). Наконец, биолуминесценция оказывается важным оптическим фактором среды, параметры которого активно используются в навигации, связи, исследованиях космических частиц и т.д. [Гительзон и др., 1965; Гительзон и др., 1992].

Разумеется, нельзя обойти вниманием важнейшее значение изучения пространственно-временной изменчивости биолуминесценции для обеспечения успешного проведения военно-морских операций [Case et al., 1987; Geiger, 1982; Widder, 2010]. Время стыдливого замалчивания этого факта, видимо, позади, о чём свидетельствуют опубликованные в ряде стран пособия по обязательной оценке характеристик поля биолуминесценции при проведении океанографических съёмок гидрографическими судами военно-морского флота [Instruction..., 2010; Lynch, 1981; Staples, 1966]. Имеется высокий уровень интереса военных ведомств к океанической биолуминесценции приповерхностного (≤ 300 м) слоя [Marcinko et al., 2013], который обусловлен тем, что эмитируемый организмами свет может быть потенциально использован для локализации приповерхностных возмущений [Lynch, 1981; Moline et al., 2007]. Офис Военно-морских исследований США осуществляет мониторинг океанической биолуминесценции более 20 лет [Watson,

Herring, 1992; NAVOCEANO, 2009]. Другие параметры окружающей среды также могут быть использованы при их корреляции с биолюминесценцией для идентификации параметров региона, где для кораблей ВМФ существует риск быть обнаруженными [Latz, Rohr, 2005].

Численность и распределение любых планктонных биолюминесцентов является их физиологическим и экологическим ответом на физические, химические и биологические характеристики окружающей среды [Haddock et al., 2010; Kossler, 1966; Moline et al., 2007; Tokarev et al., 2007]. В настоящее время уже выявлен ряд зависимостей параметров светоизлучения (амплитудных, частотных, временных, энергетических) от физиологического состояния ряда организмов [Битюков, 1966 а, 1968; Битюков и др., 1993; Евстигнеев, Токарев, 1985; Токарев, 1976; Njus, Swift, 1979]. Выяснилось, в частности, что влияние на кинетику и уровень интенсивности биолюминесценции может оказывать отклонение температуры от оптимальной для жизнедеятельности данного организма [Битюков, 1971 б, Токарев, 1990; Tett, 1969], изменение уровня и оптического спектра освещенности [Битюков, 1968; Гительзон и др., 1969, Евстигнеев, Битюков, 1986; Тюлькова, Филимонов, 1981; Кау, 1965], солёности среды [Тюлькова, Филимонов, 1982; Евстигнеев, 1992] и т.д. При этом естественные колебания перечисленных факторов, очевидно, не являются для организма экстремальными, поскольку составляют экологическую нишу вида и определяют его популяционный гомеостаз.

Качественно новым фактором субстратной среды, модифицирующим информационную и экологическую среды морских организмов, являются токсические соединения – продукт техногенной деятельности человека. При этом необходимо учитывать, что появление токсических соединений может быть связано не только с терригенным стоком или катастрофами на морских судах, но и с миграцией через воздушное пространство [Израэль, 1984; Израэль, Цыбань, 1984]. Антропогенная нагрузка отрицательно влияет на морские экосистемы – снижаются темпы роста составляющих её сообществ, уменьшается уровень обмена и усвоения пищи, исчезают менее толерантные к антропогенному воздействию формы.

Поскольку биолюминесценция является тонким показателем функционального состояния организмов и представляет возможность проведения экспресс-индикации загрязнения окружающей среды [Kossler, 1982; Tokarev et al., 1999], актуальность и своевременность публикации настоящей работы не вызывает сомнения.

INTRODUCTION

Differing from super-weak biochemoluminescence, biothermochemiluminescence, radiochemiluminescence, super-weak luminescence of living organisms and photosynthetic chemoluminescence classic bioluminescence is characteristic only for living organisms, having specialized enzyme apparatus or their biosubstrates [Zhuravlev et al., 1965 a and b]. Bioluminescence, kinetic peculiarities of which are closely connected with kinetics and mechanism of initiating it chemical reactions and metabolic processes is a considerable element of the pelagic communities functioning [Bityukov et al., 1996; Gitelzon et al., 1992; Tokarev, 2006; Gitelzon, Levin, 1989; Morin, 1983]. This is connected with the most important ecological role of light in the hydrobionts life, including a role in formation of their spatial heterogeneity [Yentsch, Plinney, 1989; Rodriguez – Micege, Pacheco – Costelao, 1989]. Really the laws of light distribution in marine water and its optical spectrum decrease effectivity of the light field astronomic component at the depths more than the first tens of meters [Pelevin, 1983; Pennisi, 2012; Tseitlin, Rudyakov, 1989; Young et al., 1979]. Thus, only bioluminescence due to its amplitude and spectral parameters can serve as a means for the information exchange between the hydrobionts (intraspecies communication, hunting etc) lower the photic layer. At last bioluminescence is an important factor optical factor of environment; its parameters are actively used in navigation, communication, studies of the cosmic particles etc [Gitelzon et al., 1965; Gitelzon et al., 1992].

The greatest importance of the bioluminescence spatial-temporal changeability studies for successful conduction of the Navy operations have been shown [Geiger, 1982; Case et al., 1987; Widder, 2010]. The time of shameful silence as for this fact is obviously left behind, to which testify published in a number of countries manuals on obligatory evaluation of characteristics of the bioluminescence fields when conducting oceanographic surveys by the Navy hydrographic vessels [Staples, 1966; Lynch, 1981; Instruction, 2010]. There is high level of interest in the military institutions to the oceanic bioluminescence in the near-surface layer (< 300m) [Marcinko et al., 2013], conditioned by the fact that emitted by the organisms light can be potentially used for localization of the near-surface turbulences [Lynch, 1981; Moline et al., 2007]. The Office of the Naval Researches, USA, realizes monitoring of the oceanic bioluminescence for more than 20 years (NAVOCEANO, 2009). The other parameters of environment can also be used, if them correlated with bioluminescence of a region, where there is a risk for the Navy ships to be revealed [Latz, Rohr, 2005].

Abundance and distribution of any plankton bioluminescents reflect physiologically and ecologically their response to the physical, chemical and biological characteristics of environment [Haddock et al., 2010; Kossler, 1965;

Moline et al., 2007; Tokarev et al., 2007]. At the present time they have already revealed a number of the light emission parameters dependences (amplitude, frequency, temporal, energetic) on physiological condition of a number of organisms [Bityukov, 1966, 1968; Bityukov et al, 1993; Evstigneev, Tokarev, 1985; Njus, Swift, 1979; Tokarev, 1976]. In particular it became clear that deviation of temperature from this optimal for the given organism life activity can effect kinetics and level of the bioluminescence intensity [Bityukov, 1971 b, Tokarev, 1990; Tett, 1969]; change in the lighting level and spectral composition [Bityukov, 1968; Gitelzon et al., 1969, Evstigneev, Bityukov, 1980; Tyulkova, Filimonov, 1981; Kay, 1965] and environment salinity [Tyulkova, Filimonov, 1982; Evstigneev, 1992] etc. can also effect them. Natural fluctuations of the named factors obviously are not extreme for an organism as they make part of the ecological niche and determine its population homeostasis.

The toxic compounds – product of human technogenic activity is qualitatively new factor of the substrate medium, modifying informative and ecological media of marine organisms. Here it is necessary to consider that appearance of toxic compounds can be connected not only with the terrigenic discharge or catastrophes of the marine vessels, but also with migration through air [Israel, 1984]. Anthropogenic load influences negatively on the marine ecosystems – rate of growth in communities making part of it decrease, level of exchange and uptake of food lower, less tolerant to anthropogenic effect forms vanish.

As bioluminescence is fine index of the organisms functional condition and gives an opportunity to conduct express-indication of environment pollution [Kossler, 1982; Tokarev et al., 1999], there is no doubt in actuality of publication of the present work.

ГЛАВА I

МЕТОДОЛОГИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБРАБОТКИ ПАРАМЕТРОВ ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ МИРОВОГО ОКЕАНА И ХАРАКТЕРИСТИК СВЕТОИЗЛУЧЕНИЯ ПЛАНКТОНТОВ

Биолюминесценция – важный элемент функционирования пелагического сообщества [Гительзон, 1982; Гительзон и др., 1992; Токарев, 2006], который используется для экспресс-оценки его структурированности и функционального состояния [Виноградов и др., 1971; Tokarev et al., 1999]. Это связано с важнейшей экологической ролью света в жизни гидробионтов, в том числе в формировании их пространственной неоднородности [Гительзон, 1977; Токарев, 2006]. Но особую значимость это приобретает на больших глубинах, поскольку законы распространения света в морской воде и его оптический спектр снижают эффективность астрономической составляющей светового поля на глубинах, превышающих уже первые десятки метров [Пелевин, 1983; Цейтлин, Рудяков, 1989; Robison, 2004]. Ниже фотического слоя только биолюминесценция может служить средством обмена информацией между гидробионтами, прежде всего, на внутривидовом уровне.

Значимость и актуальность изучения феномена биолюминесценции очевидна и не требует дальнейших пояснений.

1.1. Поле биолюминесценции Мирового океана: основные понятия и размерности

Создаваемый совокупностью морских биолюминесцентных организмов в толще воды суммарный световой эффект называется полем биолюминесценции (ПБ). Поскольку это поле формируется биологическими объектами, оно характеризуется рядом биологических признаков, а именно – числом составляющих его вспышек (f_n) отдельных организмов, а также гетерогенной структурой (неоднородностью) их распределения во времени и пространстве [Токарев, 2006]. Как физическое поле оно характеризуется интенсивностью (I), энергией и частотным спектром [Гительзон и др., 1992]. Важными характеристиками ПБ являются его оптический спектр [Битюков и др., 1978] а также биолюминесцентный потенциал (БП). БП – это усредненный по времени измерения и отнесенный к единице просмотренного объема лучистый поток, излучаемый планктонными организмами.

ми, находящимися в темновой камере фотометра, в которой обеспечивается возбуждение их световой энергии [Гительзон, Левин, 1983; Гительзон и др., 1992]:

$$B(p) = \int_0^t B(t) dt, \quad (1.1)$$

где: $B(p)$ – биолюминесцентный потенциал 1 – метрового слоя;
 t – время нахождения батифотометра в этом слое;
 $B(t)$ – интенсивность высвечивания единичного биолюминесцента в темновой камере батифотометра.

Одной из основных черт, присущих пространственной структуре ПБ, является его вертикальная стратификация, определяемая параметрами пелагического сообщества (видовым составом, трофической структурой и т.д.), в свою очередь зависящими от гидрологического режима и гидродинамических характеристик водных масс [Гительзон и др., 1971; Gitelson, Levin, 1989]. В качестве примера, иллюстрирующего различные варианты вертикальной структуры ПБ, на рис. 1 приведено вертикальное распределение планктона, температуры и биолюминесценции и в фотическом слое Черного моря.

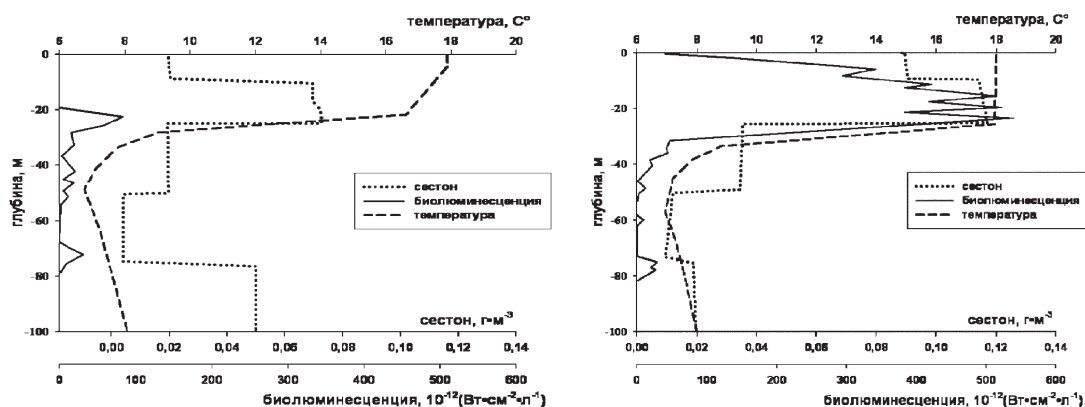


Рис. 1. Типичная вертикальная структура биомассы сестона, биолюминесценции и температуры в дневное (вверху) и ночное (внизу) время в центре западной халистазы Черного моря.

Глубина залегания слоя или слоёв максимальной интенсивности свечения (СМИС) и их количество также являются важными характеристиками ПБ.

Наконец, после создания современных комплексов гидробиофизической аппаратуры и разработки методики многократных зондирований [Битюков, 1984; Гительзон и др., 1969; Гительзон и др., 1971; Гительзон и др., 1992; Токарев и др., 2009; Geiger, 1982; Herren et al., 2005; Widder et al., 2003], к числу важнейших характеристик ПБ относят протяженность СМИС в горизонтальном направлении, мозаичность их распределения на мелкомасштаб-

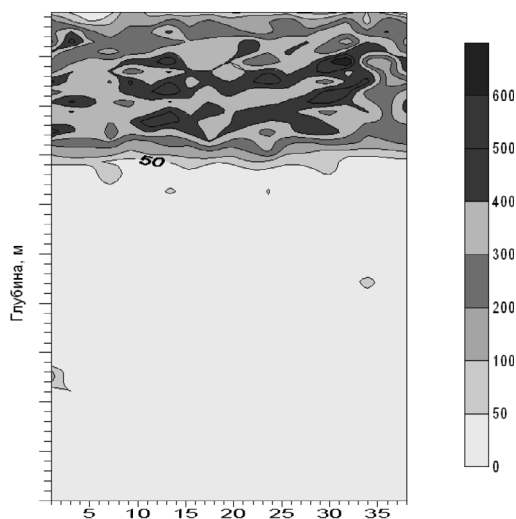


Рис. 2. Мелкомасштабная пространственная структура биолуминесценции в фотическом слое центра западной халипасты Черного моря в ночное время.

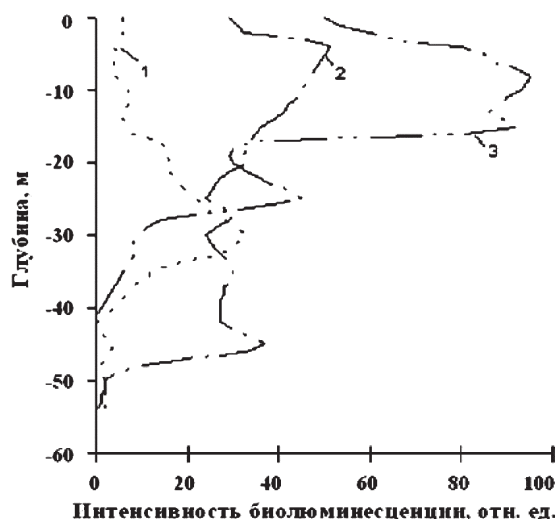


Рис. 3. Сезонное изменение интенсивности биолуминесценции в районе бухты Круглая (Севастополь): 1 – август; 2 – май; 3 – ноябрь.

ном уровне, а также суточную, межсуточную, сезонную и межгодовую изменчивость интенсивности свечения [Гительзон и др., 1992; Токарев, 2006; Kelly, Kantona, 1966; Marra, 1989; Piontkovsky et al., 1997; Utyushev et al., 1999]. Так, на рис. 2 приведена мелкомасштабная пространственная структура ПБ в центре западной халипасты Черного моря, а на рис. 3 – сезонная изменчивость интенсивности свечения водной толщи в одном из популярных рекреационных районов Севастополя – бухте Круглая.

На рис. 2 отчетливо видны различного рода неоднородности ПБ с масштабами от нескольких метров по вертикали, до десятков метров в горизонтальном направлении. Это позволяет реально оценить хронологическую структуру поля планктона, которое является определяющим в формировании ПБ данного региона [Битюков и др., 1996].

Таким образом, аналогично полям температуры и солености поле биолуминесценции можно описать, используя трехмерное измерение: горизонтальное, вертикальное и временное [Каменкович и др., 1982]. Как и у гидрофизических полей, временной масштаб существования неоднородностей ПБ, обусловленных в значительной степени биологическими причинами, находится в тесной связи с их пространственными масштабами [Степанов, 1983; Фёдоров, 1974]. Поэтому, в соответствии с классификацией классической океанологии [Карлин и др., 1988; Dickey, 1993] и планктонологии [Nauy et al., 1978], пространственно-временную изменчивость характеристик поля биолуминесценции разделяют на:

1. Крупномасштабные неоднородности, вертикальные размеры которых составляют десятки-сотни метров, а горизонтальные – тысячи км. Масштабы временной изменчивости таких неоднородностей составляют от сезонных до вековых.

2. Синоптические неоднородности, вертикальные размеры которых находятся в пределах нескольких десятков м, а горизонтальные – сотни км. Временной масштаб существования таких неоднородностей простирается от нескольких суток до месяцев.

3. Мезомасштабные неоднородности, вертикальные размеры которых составляют метры-десятки м, а горизонтальные – сотни метров – десятки км. Временная изменчивость на таких масштабах составляет от часов до суток.

4. Мелкомасштабные неоднородности, вертикальные размеры которых составляют сантиметры-метры, а горизонтальные – метры-сотни метров. Масштаб временной изменчивости мелкомасштабных неоднородностей составляет минуты-часы.

Выявленные основные параметры и особенности функционирования ПБ (импульсный характер высвечивания формирующих его организмов, неравномерное их распределение на различных пространственных масштабах, суточная ритмика и т.д.), а также необходимость выделения световых сигналов на фоне астрономической составляющей (прежде всего, света Луны и звёзд) при работе *in situ* определили технические характеристики аппаратных комплексов для его изучения и методические особенности их эксплуатации.

Первые поисковые исследования поля биолюминесценции были осуществлены в ИнБЮМ в 1966-1976 гг., когда в литературе было недостаточно информации о географическом распространении этого феномена и его характеристиках. Зондирование водной толщи до глубин 500-600 м и выдерживание батифотометра на горизонтах максимального свечения выполнялись нами в Девисовом проливе, Гольфстриме, Саргассовом и Средиземном морях, а также в тропической Атлантике. В последующие 10 лет, в связи с получением достаточной информации о вертикальной структуре ПБ Мирового океана, исследования проводились уже только до глубин 170-200 м.

Регистрация данных инструментальных измерений амплитудно-частотного спектра ПБ осуществлялась на светолучевых шлейфовых осциллографах Н-700 и Н-041, а интегральная вертикальная структура визуализировалась на двухкоординатных самописцах типа ПДС-021 и Н-307 в координатах «глубина-интенсивность свечения». Рулонная фотобумага осциллографа шириной 120 мм на глубинах более 200 м протягивалась со скоростью 10 мм·с⁻¹, а в слое 0-200 м – со скоростью 40 мм·с⁻¹. Рабочая частота используемых гальванометров была 40 Гц. На полученных осциллограммах (рис. 4), методом планиметрирования площади под кривой сигнала определялась средняя интенсивность ПБ для каждого последовательного 1-метрового интервала глубины.

Во-вторых, определялся амплитудно-частотный спектр вспышек биолюминесценции, когда визуальным подсчётом по 10 классам интенсивности биолюминесценции определялось число составляющих поле вспышек с интервалом по глубине в 1 м. В третьих, с такой же дискретностью определялось процентное соотношение во времени наличия суммарного сигнала ПБ ко времени его отсутствия при базисной (нулевой) линии на осциллограмме.

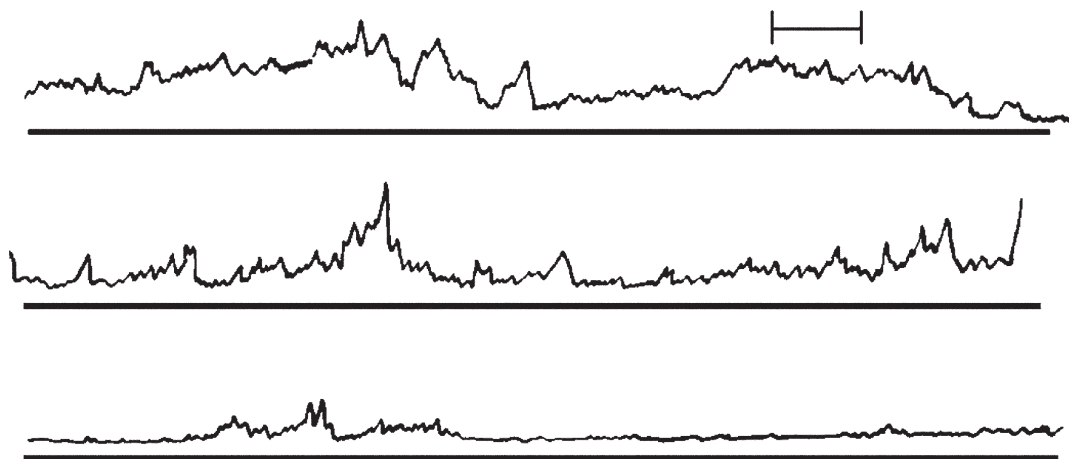


Рис. 4. Батифотограмма интенсивности поля биолюминесценции у берега Крыма осенью при выдерживании батифотометра на глубине 1 м (А), 10 м (Б) и 35 м (С).

Наконец, регистрировалась величина астрономического фона на глубине нахождения прибора и величины минимальной и максимальной интенсивности ПБ над ним.

К сожалению, общеизвестны существенные недостатки, свойственные такой методике исследования ПБ: влияние волнения моря на интенсивность возбуждения биолюминесцентных в темновой камере батифотометра при его выдерживании на отдельных горизонтах и её непригодность для изучения пространственной неоднородности распределения светящихся популяций планктона на масштабах реального взаимодействия гидробионтов – мелко-масштабном уровне. Поэтому на фоне статистико-географического подхода активно реализовывалось локально-динамическое направление в изучении ПБ, при котором с помощью метода многократных (10-100) зондирований изучалась мелкомасштабная неоднородность этого поля.

Среди существующих методов измерения сигналов биолюминесценции в толще воды (буксировке фотометров, вывешивании их на заданном горизонте, зондировании определённых слоёв, установке с помощью специальных ферм на дне и т.д.) уже многие годы наиболее перспективными и точными признаются методы буксировки и зондирования [Токарев, 2006].

Суть этих методов состоит в регистрации биолюминесценции движущимся с постоянной скоростью батифотометром. При этом метод буксировки может использоваться только при движении судна и на ограниченном числе горизонтов – как правило, в диапазоне верхних 10 м [Битюков, 1971б; Владимиров, Урденко, 1979; Токарев, Шайда, 1975; Baskus et al., 1961; Batchelder, Swift, 1989; Seliger et al., 1969]. Суть метода зондирования состоит в подъёме (или опускании) батифотометра с постоянной скоростью в заданном слое (обычно это верхний продуктивный (0-200 м) или фотический (0-100 м) слой) в дрейфе судна [Гительзон и др., 1971; Гительзон, Левин, 1983].



Рис. 5. Новый гидробиофизический комплекс ИнБЮМ НАН Украины «САЛЬПА-М».

1. измерительный канал температуры;
2. измерительный канал гидростатического давления;
3. измерительный канал мутности;
4. измерительный канал интенсивности биолюминесценции;
5. проточная темновая камера возбуждения биолюминесценции;
6. измерительный канал солености;
7. измерительный канал кислорода;
8. бортовое устройство управления «Сальпа – М»;
9. эхолот – навигатор LOWRANCE LMS 522 – IGPS;
10. антенна эхолота – навигатора;
11. кабель с вьюшкой;
12. табло датчика кислорода;
13. измерительный канал фотосинтетический активной радиации (ФАР).

В последние 10-15 лет предпочтение при изучении ПБ в различных регионах Мирового океана отдано методу многократных (10-100) зондирований фотического слоя пелагиали. Действительно, несмотря на необходимость остановки судна и критичность метода к скорости движения батифотометра при зондировании водной толщи, его преимущества перед другими способами исследования *in situ* биолюминесценции очевидны [Гительзон и др., 1971; Гительзон, Левин, 1983; Левин, 1972; Левин, Фиш, 1987; Токарев, 2006]:

- постоянный уровень вносимого возмущения в среду и раздражения биолюминесцентной системы организмов;
- возможность детального исследования вертикальной структуры популяций светящихся организмов;
- практическое отсутствие влияния волнения поверхности моря на регистрируемый сигнал;

- достаточно простое решение вопроса о выделении астрономической составляющей регистрируемого свечения, поскольку законы её ослабления с глубиной известны.

По мере совершенствования методик изучения биолюминесценции возникла необходимость исследовать её пространственно-временную изменчивость на масштабах метры-сотни метров и её сопряженность с аналогичными параметрами гидрофизических (температуры и солёности) характеристик пелагиали. Для этих целей в Опытном производстве ИнБЮМ НАНУ были разработаны и изготовлены батифотометры нового поколения – гидробиофизические зондирующие комплексы «СВЕЧА», «САЛЬПА» [Vasilenko et al., 1997] и «САЛЬПА-М» [Токарев и др., 2009]. Созданные по аналогии с идеологией аппаратуры «Ромашка» Института биофизики СО РАН [Гительзон и др., 1992], комплексы предназначались для определения интенсивности биолюминесцентного излучения в слое (0-200 м) в режиме многократного вертикального зондирования водной толщи в дрейфе судна с одновременным измерением температуры и гидростатического давления («СВЕЧА»), а также электропроводности («САЛЬПА»), мутности, фотосинтетически активной радиации и флуоресценции хлорофилла «а» (САЛЬПА-М) (рис. 5).

Тарировка канала биолюминесценции проводится на фотометрической скамье с использованием образцовой лампы СИС-107-1000 и радиолюминесцентного источника света типа “ЭЯ-1” (излучающий диаметр 1.3 мм, абсолютная интенсивность излучения с максимумом 520 нм составляет $8.6 \cdot 10^{-10}$ W). Чувствительность канала биолюминесценции или вес единицы кода информации о величине интенсивности биолюминесценции (К) определяется из выражения:

$$K = \frac{Fs}{\pi(h^2 + r_1^2 + r_2^2)N} \quad (1.2),$$

где: F_s – энергетический поток излучения эталона;
 h – расстояние между фотокатодом ФЭУ и эталоном;

С помощью разработанных методик метрологической аттестации а также благодаря проведённой в 1996 г. международной экспедиции по интеркалибровке биолюминесцентных комплексов «HIDEX» (США) и «САЛЬПА» [Williams et al., 1999] появилась возможность представления результатов исследования интенсивности биолюминесцентного излучения в любых используемых в настоящее время научным сообществом единицах измерений – энергетических или световых, привязанных к объёму или телесному углу исследуемого пространства и т.д.

Поскольку технические особенности применяемых для исследования ПБ фотического слоя пелагиали, равно как и методики их использования в разных режимах достаточно подробно изложены в ряде изданий [Гительзон и др., 1969, 1992; Токарев, 2006; Bivens et al., 2001; Case et al., 1987; Geiger, 1982; Widder et al., 2003], авторы позволили себе далее не касаться океано-

графических аспектов изучения биолюминесценции. Цель данного раздела – лишь обозначить важность дифференциации вклада и оценки мозаичности пространственной структуры различных фракций планктонного сообщества, а также их функционального состояния при изучении феномена биолюминесценции *in situ*.

1.2. Лабораторные исследования биолюминесценции планктона

Лабораторные эксперименты по изучению индуцированной (возбуждённой) и спонтанной (самопроизвольной) биолюминесценции морских организмов за последние пятьдесят лет претерпели качественные изменения, в первую очередь, связанные с прогрессом в области создания и совершенствования светорегистрирующих датчиков (фотоэлектронных умножителей – ФЭУ, фотодиодов, электронно-оптических преобразователей и т.д.) и вычислительной техники. Это позволило в значительной мере расширить и поднять на более высокую ступень анализ комплекса проблем, связанных со свечением моря.

Теоретический аспект исследований оказался важным, прежде всего, для оценки потоков вещества и энергии в сообществах морских организмов и экосистеме в целом, для исследования таких ключевых проблем современной гидробиологии как этологические взаимодействия гидробионтов, механизмы формирования их пространственной гетерогенности, влияние на организмы физических и химических констант среды и т.д. [Токарев, 2006].

Практическая значимость лабораторных экспериментов по исследованию биолюминесценции также имеет ряд аспектов, в том числе экологический. Доказано, например, что уникальными сенсорными системами, фактически моментально (безинерционно) отвечающими на присутствие в среде загрязняющих веществ, являются бактерии и другие планктонные люминесценты [Зотиков, 1960; Евстигнеев, 1988 а; Burns et al., 1965; Kossler, 1982]. При этом для аналитических целей используются как нативные организмы, так и выделенные из них люциферазные комплексы [Битюков, 1966 а,б; Гиттельзон и др., 1969; Евстигнеев, 1990 а,б; Токарев, 1990; Hastings, Sweeney, 1957 b; Seliger et al., 1969].

Получен ряд патентов, внедренных и активно используемых в Европе и США, основанных на применении индуцированной биолюминесценции динофитовых водорослей. В этих случаях свечение возникает за счет механической стимуляции организмов, принцип которой может существенно различаться [Latz et al., 2004 b].

Под термином спонтанная биолюминесценция понимают ее естественный фон, как в культуре биолюминесцирующих видов, так и непосредственно *in situ*. Причиной возникновения такого фона считается эффект механических контактов организмов между собой и со стенками экспериментальных сосудов [Бозин, Филимонов, 1985; Biggley et al., 1969; Hastings, Sweeney, 1958; Tett, Kelly, 1973]. Так, яркие вспышки на поверхности моря у побе-

режья обусловлены преимущественно биолюминесценцией динофитовых водорослей, возникающей спонтанно [Tett, 1971]. Смысл такого свечения в качестве адаптивной реакции труднообъясним. Одним из объяснений данного феномена является возможность использования реакции свечения в качестве преимущества в борьбе за существование [Esaías, Curl, 1972; Njus, Swift, 1979]. В частности, некоторыми исследователями [Buskey et al., 1987; Fleisher, Case, 1995] обнаружена неодинаковая скорость захвата каланоидными копеподами перидиней в зависимости от способности последних к свечению.

Методики изучения индуцированной и спонтанной биолюминесценции планктонтов существенно разнятся и, несомненно, требуют специального рассмотрения.

1.2.1. Методика сбора и подготовки организмов к экспериментам

Поскольку изучение характеристик биолюминесценции проводилось у большого числа организмов разных видов, важно чтобы объекты исследования имели сходное физиологическое состояние [Битюков, 1966, а]. Роль подобного отбора существенно возрастает, если учесть, что рабочим материалом при проведении этой работы служили организмы, получаемые, как правило, из планктонных проб.

Анализируемые пробы планктона были представлены сборами сетного и батометрического планктона, а также насосными пробами. Зоопланктон собирали в слое 0-200 м по общепринятой методике [Киселёв, 1969] сетью Джели (диаметр входного отверстия 36 см, оснащенная газом № 46 или № 49 с размером ячеей 145 и 112 мкм, соответственно). Выполняли послойные ловы 200-150 м, 150-100 м, 100-75 м, 75-50 м, 50-25 м, 25-10 м и 10 м – поверхность, а также прицельные обловы заданных слоёв, определяемых по данным батифотометрического зондирования.

В экспедиционных условиях первичная обработка собранного материала заключалась в просмотре проб под микроскопом МБС-1 для выявления массовых форм. Последующая камеральная обработка собранной коллекции проводилась Л.М. Хлыстовой и А.П. Чеботарёвой.

Пробы микропланктона собирали батометрами: серией располагавшихся через 10 м до глубин 120-130 м 1-литровых гидрологических батометров Нансена, либо 6-литровым батометром Ван-Дорна, крепившимся на кабель-трос несколько выше батифотометра.

Пробы фитопланктона собирали также специально изготовленной сетью, оснащённой окрашенным в черный цвет газом № 64 или №79 с размером ячеей 81 и 62 мкм, соответственно. Сеть крепили непосредственно на светозащитный замок (тубус) батифотометра и выполняли тотальные обловы поверхностных слоёв 25-0 и 50-0 м с одновременной регистрацией параметров биолюминесценции. Камеральную обработку проб фитопланктона проводили Т.Ф. Нарусевич и В.И. Шимко.

Сбор насосных проб планктона осуществляли двумя электронасосами производительностью $36 \text{ м}^3 \cdot \text{ч}^{-1}$, которые опускались на различные горизонты в верхней 30-метровой толще и помощью которых вода подавалась на палубу судна. На палубе вода проходила через водомер и подавалась на систему отсеживающих планктонных сетей, оснащённых газом № 79. Пробы планктона отбирали на палубе из каждого очередного м^3 , что соответствовало при скорости ветрового дрейфа судна $0.22 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ участку трансекты в 14 м.

Известно, что сбор планктона неизбежно сопровождается механическим повреждением части организмов, воздействием на них градиентов давления, освещенности, солености, температуры и т.д. Учитывая вышесказанное, отбор организмов к проведению экспериментов проводился после соответствующей температурной адаптации при выдерживании их в течение 3-5 часов в профильтрованной через стеклянный фильтр с впаянной пористой прокладкой (марка 26 G, $d = 130 \text{ мм}$) морской воде при температуре $16^\circ\text{--}18^\circ\text{C}$ [Токарев, 1990].

В лаборатории под бинокуляром микроскопа МБС-I из проб отбирали не поврежденные, одноразмерные организмы со сходной насыщенностью содержащихся в них включений и активным движением [Токарев, 1990]. Кроме того, под бинокуляром из кристаллизаторов с отсаженным материалом отбирали случайно попавшие организмы других систематических групп зоопланктона. Очищенная таким образом проба выдерживалась в течение часа в темном помещении при температуре, близкой к 16°C .

1.2.2. Анализ методов изучения биолюминесценции планктонных организмов

Исследования биолюминесценции гидробионтов в лабораторных условиях в большинстве случаев направлены на определение индивидуальных особенностей светоизлучения того или иного организма, изучение оптического спектра квантовой эмиссии, а также выяснение специфичности механизмов генерации света [Reynolds, 1978]. Для получения биолюминесцентного отклика планктонных организмов чаще всего используют химическую, электрическую, механическую и оптическую стимуляции светоизлучающей системы [Токарев, 1990; Бородин, 2002].

Химический метод стимуляции – один из самых простых и доступных. В общем случае метод сводится к введению в кювету с подопытным организмом небольшого количества (0,3-1 мл) того или иного химического реагента, концентрация которого не должна превышать 10% [Гительзон и др., 1969; Токарев, 1990]. Следует отметить, что при химической стимуляции организм чаще всего гибнет, что является очевидным недостатком метода. К недостаткам следует отнести и возникновение механического возбуждения при впрыскивании того или иного химического вещества, что делает невозможным разделить механический и химический стимулы при низкой концентрации реагента. Кроме того, при химической стимуляции очень слож-

но зафиксировать время начала раздражения; поэтому определение многих функциональных параметров жизнедеятельности организма (хроноксии, реобазы и т.д.), важных для оценки его физиологического состояния, невозможно. В то же время к преимуществам метода можно отнести высокую степень надежности: химические стимулы приводят к эффекту светоизлучения даже тогда, когда другие методы не дают необходимого результата.

Несмотря на очевидную неадекватность естественным раздражителям электрический метод стимуляции имеет единую с ними физиологическую основу (деполяризация мембран и генерация потенциала действия) и поэтому с успехом применяется в исследованиях светоизлучения планктонтов [Гительзон и др., 1969; Евстигнеев, 1989, 1990 а; Токарев, 1990]. С помощью электрической стимуляции возможно не только изучение латентного периода вспышек, но и оценка динамики биолюминесценции, исследование периода восстановления субстрата в случае неповреждающих величин тока.

Различают два типа электрической стимуляции: внутренний, при раздражении организма электрическими импульсами через введенные в него микроэлектроды [Hisada, 1957; Chang, 1960; Eckert, 1965 а, в, 1966, 1967], и внешний, когда организм помещается между раздражающими электродами [Битюков, 1965, 1966 а, б, 1968; Гительзон, Чумакова, 1968; Гительзон и др., 1969; Лабас, 1973; Токарев, Битюков, 1975; Токарев и др., 1982; Anctil, Gruchy, 1970; Brehm et al., 1973; Buck, Case, 1961; David, Conover, 1961; Eckert, 1967; Harvey, 1926 а, 1952; Herring, 1979; Nicol, 1958 а, б].

К сожалению, применение внутриклеточных электродов повреждает организм, что не позволяет корректно исследовать его биолюминесцентные характеристики. Кроме того, этот метод пригоден лишь для работы со сравнительно крупными клетками динофлагеллят. Поэтому чаще применяется метод внешней стимуляции. При этом плотность тока в разных точках рабочей камеры должна быть одинакова, что достигается ее формой.

Наиболее удачной является кювета, представляющая собой сосуд из прозрачного материала прямоугольной формы, причем металлические электроды находятся на двух противоположных стенках сосуда и равны им по площади [Гительзон и др., 1969]. Такое расположение электродов обуславливает наличие плоско-параллельного поля, позволяющего вычислять плотность тока при различных значениях силы тока импульса. Близкую плотность тока во всех точках обеспечивает также камера несколько более сложной формы, разработанная в ИнБЮМ НАН Украины [Токарев и др., 1982].

К сожалению, любая конструкция рабочей камеры не позволяет избежать общего недостатка электрической стимуляции: при увеличении плотности тока происходит поляризация электродов и искажение поля в кювете. Кроме того, поскольку клетка обладает высоким сопротивлением, а вода является хорошим проводником, это вызывает эффект огибания (шунтирования) организма и может стать причиной неудачных попыток стимуляции даже заведомо биолюминесцентных организмов.

Механический метод возбуждения биолюминесценции – наиболее адекватный природным стимулам метод исследования светоизлучения ди-

нофлагеллят, имеет ряд модификаций. Общим принципом является то, что в сосуде (кювете) с помощью электромеханического устройства создается движение воды, стимулирующее светоизлучение планктонных биолюминесцентных. Известно, что чувствительность многих динофлагеллят к механическим стимулам имеет выраженную циркадную ритмику [Гительзон и др., 1969]. Хорошо проявляется при механической стимуляции также эффект фотоингибирования [Widder, Case, 1981]. Поэтому механический метод возбуждения биолюминесценции используют при изучении суточной периодичности биолюминесцентных реакций и влияния света на них.

Впервые установка для механической стимуляции была разработана сотрудниками Плимутской Морской Лаборатории Великобритании [Nicol, 1962]. Кювета с организмом приводилась в движение (встряхивание) электромагнитной системой громкоговорителя. Такая установка позволяла фиксировать начало стимуляции, но обладала большой инерционностью, что не позволяло исследовать ряд функциональных характеристик светоизлучения. Подобную установку применяли сотрудники Института физики Сибирского отделения РАН [Гительзон и др., 1969]. В кювете для механической стимуляции находилась легкая пластинка из оргстекла, способная перемещаться в вертикальном направлении. Пластинка гибким стержнем сообщалась с мембраной микрофона. Питание микрофона осуществлялось от генератора с регулируемым диапазоном частот и амплитудой напряжения. Несмотря на то, что интенсивность механического раздражения варьировала в достаточно широких пределах, высокая инерционность системы не могла обеспечить силу раздражения, необходимую для полного высвечивания организмов: световой ответ возникал не на каждый стимул, количество давших биолюминесцентный отклик клеток не превышало 70% даже в случае непрерывной стимуляции.

Метод стимуляции фитопланктонных организмов путем пропускания пузырьков воздуха сквозь культуру клеток также не получил широкого распространения, поскольку не представлялось возможным дозировать воздействие стимула по силе и длительности, в результате чего максимальное значение биолюминесценции не достигалось [Widder, Case, 1981].

В 1969 оригинальную установку для механической стимуляции предложили Бигглей с соавторами [Biggley et al., 1969]. Она представляла собой U-образный стержень, присоединенный к электромотору и погруженный в сосуд с суспензией клеток. Вращение стержня вокруг вертикальной оси со скоростью около 1800 об·мин⁻¹ обеспечивало перемешивание суспензии и возникновение биолюминесценции. В дальнейшем многие исследователи применяли такую установку [Buskey, 1995; Esaias et al., 1973; Li et al., 1996; Swift et al., 1973] или ее различные модификации. Так, вместо U-образного стержня использовались специальные лопатки [Buskey et al., 1992], проволока [Sullivan, Swift, 1994] или пропеллер [Latz, Lee, 1995]. Установка позволяет устанавливать время воздействия стимула и достигать предельно возможных показателей светоизлучения, однако не позволяет рассчитать силу воздействия тока жидкости на организм, что и составляет основной ее недостаток [Бородин, 2002].

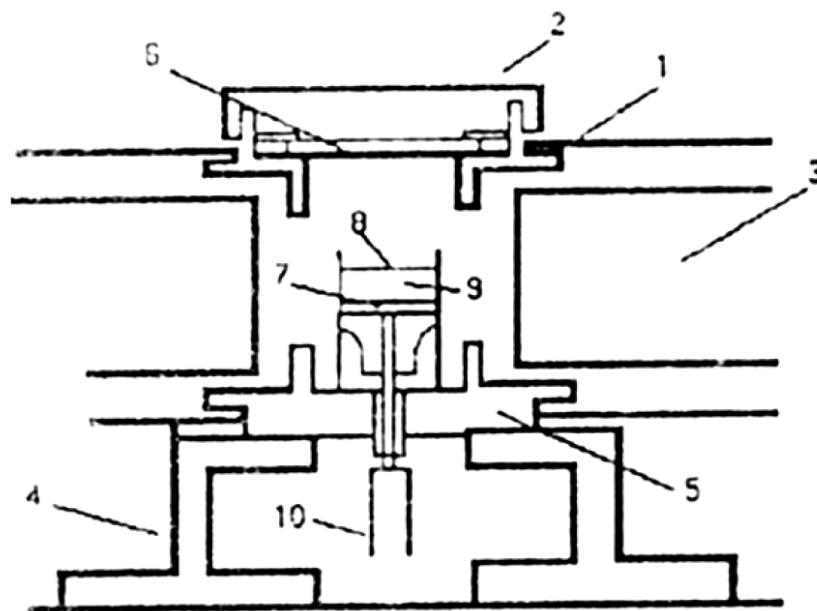


Рис. 6. Установка для вакуумной стимуляции биолюминесцентных [Lapota, Losee, 1984]:

- | | |
|--|--------------------------|
| 1. корпус для ФЭУ; | 6. диафрагма; |
| 2. крышка, закрывающая входное отверстие в камеру; | 7. фильтр; |
| 3. ФЭУ; | 8. уровень воды; |
| 4. штатив; | 9. рабочий объем кюветы; |
| 5. поддон для кюветы; | 10. вакуумный насос. |

В 1984 году был испытан метод вакуумной стимуляции биолюминесцентных [Lapota, Losee, 1984]. В основании прозрачной кюветы имелось отверстие, через которое с помощью вакуумного насоса удалялась вода (рис. 6). В самом же пробоприемнике находился фильтр, препятствующий удалению планктонных организмов. Светоизлучение возникало при контакте с фильтром втягиваемых водой организмов. И хотя скорость удаления воды может регулироваться, полностью избежать недостатков, присущих методу, предложенному W.H. Biggley с соавторами [1969], не удалось.

Интересной попыткой создать систему, воздействие в которой адекватно природным стимулам и в то же время легко контролируется экспериментатором, явилась установка, разработанная Кристиансоном и Свини [Christianson, Sweeney, 1972]. Основная ее часть представляет собой пластиковую трубочку-капилляр с отверстием 0,86 мм, закрученную в спираль перед фотокатодом (ФЭУ). Один из концов трубочки сообщается с сосудом, в котором содержатся планктонные биолюминесцентные. Течение жидкости, вызывающее свечение живых организмов, в такой трубочке ламинарное. Его скорость наиболее высока в центре и приближается к нулю у стенок, в связи с чем легко рассчитать силу воздействия на каждую клетку. Основным стимулом в этом случае служит центростремительное ускорение, возникающее при входе в капилляр. К сожалению, такая установка позволяет контролировать лишь силу воздействия тока жидкости. Кроме того, в процессе эксплу-

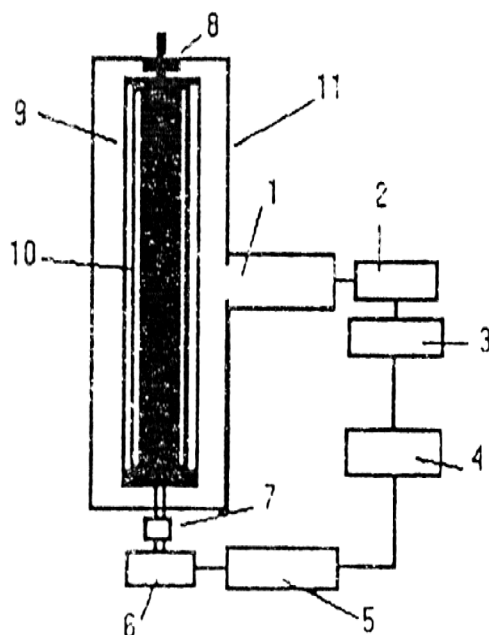


Рис. 7. Установка для стимуляции биолюминесценции ламинарным током жидкости [Latz et al., 1994]:

1. ФЭМ;
2. контур;
3. интерфейс;
4. компьютер;
5. контроллер;
6. мотор;
7. тахометр;
8. зажим;
9. внешний цилиндр;
10. внутренний цилиндр;
11. тестовая камера.

прямоугольный аквариум, заполненный водой, и полую стеклянную трубку, одним концом соединенную с дном аквариума. Переход от ламинарного тока к турбулентному оценивался визуально. При этом было отмечено резкое усиление биолюминесценции во время такого перехода.

Оригинальную установку для исследования влияния сдвигового напряжения жидкости на биолюминесценцию планктонтов предложили Лац с соавторами [Latz et al., 1994], несколько модифицированную впоследствии [Latz et al., 2008]. Два цилиндра, вставленных один в другой и способных вращаться вокруг своей оси, представляли собой тестовую (темную) камеру (рис. 7). Оба цилиндра соединены с электромотором, а полость между цилиндрами заполнялась суспензией клеток биолюминесцентных. При вращении прозрачного внешнего цилиндра внутренний остается неподвижным, благодаря чему в полости возникает ламинарный ток жидкости и достигается определенная величина напряжения сдвига, достаточная для возбуждения

атации установки выяснилась опасность засорения капилляра клетками динофлагеллят [Бородин, 2002].

Развитием этой идеи стала система стимуляции Андерсона с соавторами [Anderson et al., 1988], в которой источником возбуждения являлось изменение давления и скорости тока жидкости. Для этого две пипетки Пастера были спаяны тонкими концами, в результате чего получился тонкий капиллярный канал. Одна из пипеток сообщалась с резервуаром, заполненным суспензией динофлагеллят, другая — с вакуумным насосом. Световое излучение возникало при прохождении клетки сквозь капилляр в результате гидродинамического удара. Скорость тока жидкости регулировалась с помощью вакуумного насоса.

Воздействие на динофлагеллят сначала ламинарным, а затем и турбулентным током жидкости также использовалось неоднократно [Rohr et al., 1990; Cussatlegras, Le Gal, 2004]. В этих экспериментах использовалась применяемая для изучения турбулентного течения жидкости модифицированная установка Рейнольдса. Она представляла собой

свечения. Скорость вращения внешнего цилиндра при этом может изменяться оператором. Преимуществом этой и предыдущей систем стимуляции является возможность довольно точно оценить силу воздействия стимулов, подобных тем, что имеют место при измерениях биолюминесценции *in situ* [Бородин, 2002].

После удачной попытки использовать лазер для возбуждения биолюминесценции поверхностного слоя океана [Neshiba, 1967; Hickman et al., 1984] применять источник когерентного света начали и для стимулирования биолюминесценции динофлагеллят. В экспериментах использовали лазер с длиной волны 560 ± 30 нм. Световой пучок фокусировался линзой до 2 – 3 мм в диаметре, энергетическая плотность составляла $0,89 \text{ Дж}\cdot\text{см}^{-2}$. Суспензия клетки крупной динофлагелляты *Pyrocystis lunula*, демонстрировала яркую биолюминесценцию в ответ на световое раздражение. Тем не менее, исследователи не смогли определить, является ли свечение организмов непосредственной реакцией на лазерный импульс или возбуждающим биолюминесценцию фактором служит ультразвук, возникающий при взаимодействии лазерного луча с водой, или же оба эти фактора действовали одновременно [Бородин, 2002].

Интересными оказались эксперименты по использованию акустических колебаний ультразвукового диапазона для получения световых откликов клеток фитопланктона, практически одновременно с незначительными методическими отличиями проведенные американскими и советскими исследователями [Филимонов, Тюлькова, 1979, 1981; Widder, Case, 1981]. Так, Е.А. Widder и J.F. Case, [1981] стимулировали одиночные клетки динофлагеллят ультразвуком, используя пьезокерамический кристалл, подведенный непосредственно к клетке. В.С. Филимонов и Н.А. Тюлькова [1981] применяли в качестве раздражителя ультразвуковые импульсы частотой 830 кГц. Излучатель позволял изменять интенсивность импульса в пределах от 0,02 до $2,00 \text{ Вт}\cdot\text{см}^{-2}$, а длительность – от 1 мс до сколь угодно большого временного промежутка. Раздражение подавалось от импульсного генератора.

Аналогичная с американскими коллегами методика ультразвуковой стимуляции была разработана и применена нами для возбуждения светозлучения динофлагелляты *Noctiluca scintillans* и копепод родов *Lucicutia* и *Pleuromamma*. Однако общепризнанные недостатки метода (возможность его использования лишь при работе с достаточно крупными объектами, сложность фокусировки излучения на объект и неприменимость его результатов для моделирования природных процессов) служат существенным препятствием на пути его широкого распространения.

Таким образом, использование того или иного метода определяется целями, которые ставит перед собой исследователь. Так, для получения информации о биолюминесцентном потенциале организма следует использовать химическую стимуляцию, при изучении суточной ритмики светозлучения – механическую, а для установления физиологических характеристик планктонтов и оценки их функционального состояния – электрический вид раздражения. Комплексное исследование биолюминесцентных реакций

морских планктонных организмов требует применения различных методов стимуляции. Именно эту цель преследовала разработка и создание в Ин-БЮМ НАН Украины (ныне – ФГБУН ИМБИ РАН) приборных комплексов, конструкция которых позволила совмещать различные методы стимуляции биолюминесценции планктонтов и проводить интегрированную оценку различных параметров их светоизлучения.

1.2.3. Аппаратурный комплекс и методика химической стимуляции свечения планктонных организмов

Как было показано выше, химический способ стимуляции биолюминесценции является самым надежным из всех известных ныне способов раздражения люминесцентной системы организмов. Именно в силу этого химическая стимуляция широко применяется для получения информации об излучающей способности различных организмов (каталогизации биолюминесцентных) и для изучения спектральных характеристик их светоизлучения [Гительзон и др., 1969; Токарев, 1990].

При химической стимуляции светоизлучение организмов достигается добавлением в кювету с подопытным экземпляром небольших количеств химического реагента [Harvey, 1931; 1952]. К числу наиболее часто применяемых реагентов относятся формалин, спирт, кислоты, ацетон, перекись водорода, иод, аммиак [Битюков, 1968; Гительзон, Чумакова, 1968; Машукова и др., 2008 б, 2010; Несис, 1976; Токарев и др., 2009; Токарев, 1990; Swift, Meumier, 1976; Raymond, De Vries, 1976; Widder, Case, 1982]. Известны случаи использования для химической стимуляции биолюминесцентных пресной воды [Nicol, 1960; Herring, 1980], раствора хлористого калия [Brehm et al., 1973; Herring, 1980], адреналина и ацетилхолина [Harvey, 1931; Baquet, Liets-Nicolas, 1979], ядов [Коштойанц, 1957; Shimomura et al., 1964], хлористого кадмия [Коштойанц, 1953].

Специальные исследования показали, что временные характеристики светоизлучения биолюминесцентных зависят от концентрации химических реагентов [Гительзон, Чумакова, 1968; Гительзон и др., 1969]. Вместе с тем, результаты этих работ говорят об отсутствии специфичности воздействия различных химических веществ на люминесцентную систему организмов. Исключением из этого положения является хлористый кадмий, который блокирует группы белков ферментных систем ночесветки [Коштойанц, 1953] и приводит к неимпульсному, патологическому характеру ее биолюминесценции.

В наших экспериментах в качестве реагента при химической стимуляции фито- и мезозoopланктона в кюветах объемом в 10 см³ использовали 1,0 см³ этилового спирта, вводимого в кювету с подопытным организмом с помощью шприца. Этого количества спирта было достаточно для раздражения люминесцентной системы планктона и его гарантированного высвечивания. Вместе с тем, при опытах с макропланктонными организмами (на-

пример, крупными ктенофорами) и размер кювет и объём этилового спирта был существенно выше: 100 см³ и 10 см³, соответственно.

Изучение характеристик светоизлучения планктонтов проводили на специально изготовленных комплексах аппаратуры «Ночесветка» и «Биолюм» (рис. 8).

Основное отличие позднее разработанного комплекса «Свет» (рис. 9) от ранее использовавшейся для этих целей аппаратуры состояло в новой конструкции темновой камеры, позволяющей использовать кассетную систему зарядки 16 кювет одновременно. При повороте делительной головки, механически соединенной с осью кассеты для кювет, на один шаг происходила очередная смена кюветы в рабочей камере установки [Слипецкий и

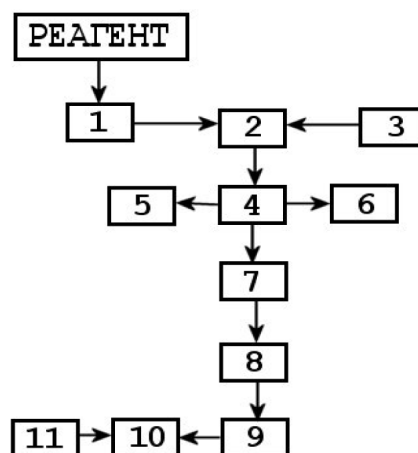


Рис. 8. Блок-схема «интегрального» канала установки «Биолюм» для регистрации светоизлучения планктонтов при химической стимуляции: 1 – кювета с исследуемым организмом, 2 – датчик биолюминесценции (ФЭУ), 3 – блок питания ФЭУ, 4 – согласующее устройство, 5 – осциллограф СІ – 55, 6 – шельфовый осциллограф НО-044, 7 – операционный усилитель, 8 – дискриминатор, 9 – нормализатор, 10 – магнитофон, 11 – микрофонная приставка.



Рис. 9. Внешний вид комплекса «Свет» и использованного для изучения биолюминесценции планктона интерфейса.

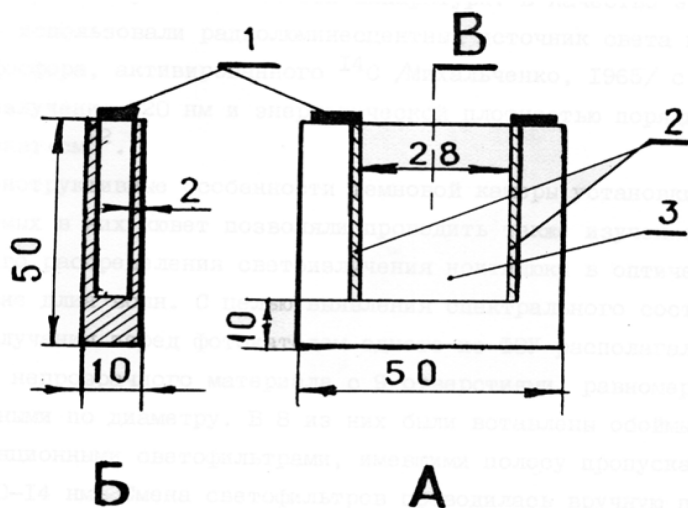


Рис. 10. Устройство кюветы для электрической и химической стимуляции светозлучения ночесветки. А – вид спереди. Б – вид сбоку по сечению В.
1 – контакты для подсоединения импульсного электрического стимулятора;
2 – титановые электроды; 3 – рабочая камера.

др., 2005]. По обеим сторонам кюветы, выполненной из прозрачного оргстекла (рис. 10), помещались детекторы светозлучения, в качестве которых использовались фотоумножители (ФЭУ-29 или ФЭУ-64). Выбор этих типов фотоумножителей определялся близостью их максимальной спектральной чувствительности к максимуму спектра биолюминесцентного излучения большинства морских организмов [Boden, Kampa, 1959; Nicol, 1958 a; 1962; Soli, 1966; Swift et al., 1973; Herring, 1983; Widder et al., 1983; Latz et al., 1988; Токарев, 2006]. Фотоумножители работали в условиях комнатной температуры в линейном режиме регистрации световых потоков при интегральной анодной чувствительности около 1000 а·лм^{-1} .

Объем кюветы, составлявший 10 см^3 , позволял в одной из них стационарно закрепить эталон яркости, служивший реперной точкой калибровки чувствительности аппаратуры. В качестве эталона яркости использовали радиолюминесцентный источник света из кристаллофосфора, активированного ^{14}C [Михальченко, 1965] с максимумом излучения 520 нм и энергетической плотностью порядка $1,2 \cdot 10^{-5} \text{ мкВт·см}^{-2}$.

Конструктивные особенности темновой камеры установки «Свет» и используемых в них кювет позволяли применять электрический, химический и механический способы раздражения (стимуляции) биолюминесцентной системы планктонтов, а также изучать спектральное распределение их светозлучения в оптическом диапазоне длин волн. С целью выявления спектрального состава светозлучения перед фотокатодом одного из ФЭУ располагался диск из непрозрачного материала с 9 отверстиями, равномерно расположенными по диаметру. В 8 из них были вставлены обоймы с интерференционными светофильтрами, имевшими полосу пропускания около 10-14 нм. Смена светофильтров проводилась вручную при повороте диска, аналогично установке Дж. Николя [Nicol, 1960]. Изучение спектральных характеристик био-

люминесценции планктонтов проводили путем сравнения показаний записей вспышки «интегральным» и каждым из «спектральных» фотоумножителей.

Максимальное расстояние от высветившегося организма до фотокатода не превышало 10 мм для «интегрального» и 30 мм для «спектрального» фотоумножителей. На таких же расстояниях находился и эталон яркости при калибровке чувствительности регистрирующей аппаратуры [Слипецкий и др., 2005].

Учитывая высокую чувствительность выходного сигнала ФЭУ к изменению напряжения источника питания [Матвеев, Соколов, 1962], питание фотоумножителей осуществлялось от высокостабилизированных источников высокого напряжения типа БВ-2-2 или Б5-24. Ввиду большой нестабильности анодного тока ФЭУ в первые 30 мин после включения [Матвеев, Соколов, 1962; Анисимова, Глуховской, 1974] высокое напряжение на фотоумножители подавалось за 1 ч до начала эксперимента. В процессе исследований смена кювет в темновой камере проводилась с использованием шторок, перекрывавших фотокатоды ФЭУ от внешнего освещения, без обесточивания его делителей напряжения.

Как следует из приведенной на рисунке 1 блок-схемы применявшегося при химической стимуляции комплекса аппаратуры, при высвечивании организма в кювете световой сигнал принимался фотоумножителями с последующей регистрацией на шлейфовом осциллографе НО-044, двухлучевом осциллографе СИ-55 и, после преобразования напряжения выходного сигнала в частоту, на магнитную ленту. Высокочувствительные шлейфы осциллографа НО-044 включались непосредственно в анодную цепь ФЭУ. При этом, отклонение луча на осциллографе на 1 мм соответствовало энергии светового излучения $0,25 \cdot 10^{-4}$ мкВт·см². Скорость протягивания светочувствительной бумаги РО-1 составляла от 10 до 40 мм·с⁻¹ в зависимости от целей эксперимента.

Импульс напряжения, возникающий на включенном последовательно регистрирующему шлейфу осциллографа НО-044 анодном сопротивлении 10 Ком, через согласующее устройство (эмиттерный повторитель) поступал на вход двухканального операционного усилителя с коэффициентом усиления, равным 400. Усиленные импульсы подавались на дискриминатор, который обеспечивал отсекаание импульсов с амплитудой ниже заданного порога. Затем импульсы поступали на нормализатор, который формировал из сигналов выше пороговых импульсы стандартной амплитуды и длительности с частотой следования, пропорциональной амплитуде поступающего на нормализатор напряжения. Частотный код нормализатора записывался на магнитный носитель.

С помощью микрофонной приставки на магнитную ленту наносилась информация об особенностях эксперимента и порядковом номере организма для последующей его идентификации при обработке. Двухлучевой осциллограф СИ-55 применялся для фотографирования с его экрана отдельных быстропротекающих компонентов вспышки (фронта нарастания, вершины импульса светового излучения) испытываемых организмов. Магнитные записи использовали в целях автоматизации обработки полученной информации на ЭВМ.

1.2.4. Аппаратурный комплекс и методика электрической стимуляции биолюминесценции планктонтов

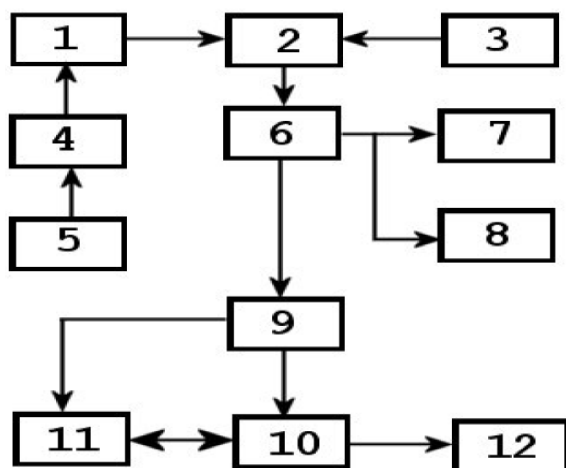


Рис. 11. Блок-схема комплекса для изучения амплитудных, временных и спектральных характеристик биолюминесценции ночесветки при электрической стимуляции: 1 – кювета с организмом, 2 – датчик биолюминесценции (ФЭУ), 3 – блок питания ФЭУ, 4 – эмиттерный повторитель, 5 – импульсный электронный стимулятор, 6 – согласующее устройство, 7 – осциллограф СИ-55, 8 – шлейфовый осциллограф, 9 – аналого-цифровой преобразователь, 10 – ноутбук.

Единая физиологическая основа воздействия различных раздражителей на рецепторные структуры организмов сделала электрическую стимуляцию наиболее распространенным видом раздражения люминесцентных систем морских организмов. Объясняется это возможностью точной градуировки параметров стимулирующих электрических импульсов и фиксации времени нанесения раздражения, что позволяет получить наиболее полную информацию об условиях возникновения реакции светозлучения и ее временных характеристиках [Гительзон и др., 1969].

Исследование амплитудных и временных характеристик светозлучения организмов помимо описанного выше приборного комплекса «Свет» проводилось на комплексе аппаратуры «Био-

люм», аналогичном применявшемуся при химической стимуляции (рис. 11) с добавлением электронного стимулятора ИСЭ-1, двух аналого-цифровых преобразователей типа Ф7077/1 и персонального компьютера (РС), заменивших магнитофон и микрофонную приставку.

Раздражающий импульс от электронного стимулятора ИСЭ-01 через катодный повторитель подводился к титановым электродам кюветы. Параметры раздражающего прямоугольного импульса (амплитуда 50-70 в, длительность 10-20 мс) позволяли достичь плотности тока стимуляции в кювете до $3 \text{ ма} \cdot \text{мм}^2$, что гарантировало высвечивание используемых в опытах организмов.

Конструкция кюветы (рис. 10) позволяла получить электрическое поле близкое к плоскопараллельному, что исключало неравномерность плотности тока раздражения в различных участках рабочего объема кюветы [Гительзон и др., 1969]. Регистрация сигналов на шлейфовом осциллографе НО-044 и двухлучевом осциллографе СИ-55 проводилась аналогично описанной при химической стимуляции, в том же режиме чувствительности аппаратуры, применение вычислительного комплекса на базе персонального компьютера при скорости работы АЦП в 1000 Гц позволило существенно повысить точность и оперативность обработки информации.

В более поздних экспериментах по изучению светоизлучения планктонтов с помощью электрической стимуляции применялся исключительно комплекс «Свет».

Описанные аппаратурные комплексы для исследования ПБ и использованные методики для его изучения показали высокую надёжность в эксплуатации и позволили получить большой объём достоверных материалов об изменчивости параметров биолюминесценции в норме (суточной ритмике, онтогенезе) и при воздействии на планктонтов физических и химических полей антропогенного происхождения.

1.2.5. Аппаратурный комплекс и методика изучения спонтанной биолюминесценции планктонных организмов

Под термином спонтанная биолюминесценция понимают ее естественный фон в культуре светящихся видов и непосредственно *in situ*. Причиной возникновения фона считается механический контакт организмов между собой и со стенками экспериментальных сосудов [Hastings, Sweeney, 1958; Biggley et al., 1969; Tett, Kelly, 1973; Бозин, Филимонов, 1985; Latz, Lee, 1995] или при турбулентии.

Со времён работы Ж. Гастингса и Б. Свини [Hastings, Sweeney, 1958], где впервые было показано, что нестимулируемая биолюминесценция состоит из непрерывного низкоуровневого свечения «глоу» (*glow* в английской транскрипции), считалось, что она пропорциональна концентрации клеток в сосуде. Однако сотрудники Кембриджской биологической лаборатории [Krasnow et al., 1980, 1982] с помощью компьютерного анализа показали, что спонтанное сияние низкого энергетического уровня в культуре *Gonyaulax polyedra* не всегда является суммированием микровспышек. Кроме того, было показано, что отдельные вспышки на фоне «глоу» могут не являться эффектом механических соударений клеток водорослей, как между собой, так и со стенками сосуда. Попытка найти закономерность в последовательности отдельных вспышек и уровня «глоу» не дала положительных результатов. Таким образом, вопрос о причинах спонтанной биолюминесценции в культурах динофитовых можно считать открытым.

Отмеченные выше сложности в изучении природы и механизмов спонтанного светоизлучения планктонтов предъявили особые требования к методике её изучения. Прежде всего, учитывая протяжённость проведения эксперимента и необходимость длительного выдерживания организмов в ограниченном объёме кювет, возникла необходимость достаточно жёсткого контроля температуры содержания организмов. Этого добивались несколькими путями – термостатированием планктонтов на протяжении экспериментов, проведением опытов в сезон пониженных температур и применением кювет специальной конструкции с пенопластовыми термостабилизаторами [Евстигнеев, Евстигнеев, 2005].

Пробы планктона собирали сетью Джеди тотальными ловами с глубины 50 – 0 м в прибрежной зоне г. Севастополя. В лаборатории в затемненном

помещении из перелитых в кристаллизаторы проб под бинокуляром отбирали и сортировали организмы по размерным группам. Затем организмы выдерживали в темном помещении в течение 1 ч для адаптации их к данному уровню освещенности и температуре (15 °С). Затем в чашки Бовери объемом 30 мл вносили необходимое количество клеток ночесветки, после чего пробу сразу помещали под фотоумножитель (ФЭУ-29 или ФЭУ-71).

Фототок, возникающий при генерации света организмами, регистрировали с помощью самописца КСП, скорость протяжки бумаги которого составляла 10 мм·мин⁻¹.

1.2.6. Методика постановки радиобиологических и токсикологических экспериментов

Радиобиологические исследования заключались в изучении влияния γ -излучения на физиологические (выживаемость, изменение размера клеток) и биофизические (характеристики их индуцированного светового излучения) параметры жизнедеятельности *Noctiluca scintillans* Mac (прежнее название – *Noctiluca miliaris* Sur.). Сопоставление быстропротекающих реакций ночесветки на действие ионизирующей радиации, проявляемых в изменении характеристик ее биолюминесценции, и отдаленных последствий радиационного воздействия, проявляемых в изменении размеров клеток и их выживаемости, актуально для исследования влияния γ -облучения на жизнедеятельность этого планктона.

Существенным фактором, определяющим радиобиологический эффект, является соотношение между полученной объектом дозой, длительностью его облучения и скоростью протекания пострадиационных реакций в нем [Арлащенко, 1981; Даренская и др., 1968; Закладной и др., 1982; Кузин, 1977, 1978, 1980; Кузин, Вагабова, 1987; Эйбус, 1972; Эйбус и др., 1978]. Так, при малой мощности дозы скорость повреждения организма становится соизмерима со скоростью восстановительных процессов, что уменьшает биологическое действие радиации [Даренская и др., 1968; Завитаева и др., 1984; Кузин, 1978], в связи с этим необходимо учитывать влияние интенсивности (мощности) излучения на его эффективность – так называемый «фактор времени» [Тарусов, 1962; Петин, Полит, 1969; Петин и др., 1988; Dewey, Boag, 1959].

В наших экспериментах использовались два способа получения зависимостей «доза-эффект» воздействия γ -облучения на ночесветку [Циммер, 1962]:

- а) посредством изменения продолжительности облучения при постоянстве мощности дозы;
- б) с помощью изменения мощности дозы при постоянстве продолжительности облучения.

Известно, что воспроизводимость радиобиологических опытов определяется, в основном, однородностью экспериментального материала [Ша-

фиркин, Горлов, 1978] и степенью равномерности его облучения [Кронгауз, 1982]. Особенно важны эти требования при работе на облучателях, имеющих разные объемы рабочих камер, мощности источников гамма-излучения и неравномерности дозных полей.

Изучение зависимостей «доза-эффект» парным способом проводили в облучателе «ЛМБ-γ-1М», имеющем диаметр рабочей камеры 60 мм при высоте 110 мм. В качестве источника γ-излучения используется в этом облучателе изотоп цезия (^{137}Cs). Мощность дозы облучения составляли $2,5 \cdot 10^5 \text{ р} \cdot \text{ч}^{-1}$. Исследование зависимостей «доза-эффект» как первым, так и вторым способом проводилось также в облучателе «Исследователь», имеющем диаметр рабочей камеры 150 мм при высоте 240 мм. Мощность цезиевого источника γ-излучения составляла в этом облучателе $10^4 \text{ р} \cdot \text{ч}^{-1}$.

С целью уменьшения используемых доз γ-облучения в рабочей камере облучателя «Исследователь» были изготовлены свинцовые экраны, позволившие снизить мощность облучения в 12 раз. В результате оказалось возможным проведение исследований влияния γ-излучения различной мощности на физиологические и биофизические характеристики жизнедеятельности ночесветки в диапазоне доз облучения $5 \cdot 10^{-2} - 10^3 \text{ Гр}$ [Токарев, 1990].

Отобранные к экспериментам организмы делили на контрольные и опытные экземпляры, которые помещали в 100 мл пробирки с ровным дном. Ввиду того, что на величину летальной дозы влияет глубина облучаемой среды, объем влажного воздушного пространства и площадь соприкосновения среды с воздухом [Поликарпов, 1964], эти параметры выдерживались во всех опытах постоянными. Кроме того, в целях уменьшения неравномерности дозного поля в камерах облучателей ($\pm 7\%$ у «ЛМБ-γ-1М» и от $+15\%$ до -25% у облучателя «Исследователь») пробирки, помещаемые в камеры облучателей, наполнялись на $1/2$ своего объема.

В связи с обнаруженным влиянием на радиационные эффекты количества клеток в облучаемой суспензии [Зиновьева, 1958], количество облучаемых организмов, содержащихся в одной пробирке, во всех опытах равнялось 20. В 95% всех экспериментов использовали клетки ночесветки размером около 0,5 мм.

Для исключения влияния радикалов, образующихся при облучении водной среды, на развитие лучевого поражения, облученную ночесветку пересаживали в стеклянные стаканы емкостью 800 мл, наполненные профильтрованной водой, и термостатировали при температуре $16 \pm 2^\circ \text{C}$. В таких же условиях находились контрольные ночесветки.

Влияние γ-излучения на выживаемость и морфометрические характеристики ночесветки прослеживали на протяжении 30 суточного периода или до гибели облученных организмов. Просчет и измерение облученных и контрольных организмов под бинокулярным микроскопом МБС-1 проводили при дозах от 0,05 до 500 Гр включительно через каждые двое суток, а при дозах 750 и 1000 Гр – каждые сутки. При измерении ночесветки за средний размер клетки принималось расстояние от основания щупальца до

симметрично расположенной точки на противоположной стороне поверхности тела организма.

Еженедельно облученные и контрольные экземпляры ночесветки пересаживали в свежую профильтрованную воду. В связи с влиянием кормового режима на физиологические характеристики планктеров [Миронов, 1954; Mason, 1963; Reeve, 1963; Ждан-Пушкина, 1983; Машукова и др., 2008], кормление ночесветки во время экспериментов не проводили.

Для исключения перерывов в проведении экспериментов из-за плохой погоды (штормы, туманы) часть экспериментов проводилась на организмах, взятых из культур. В частности, метод культивирования ночесветки был комбинированным: из стационарного и непрерывного способов культивирования организмов [Ждан-Пушкина, 1983]. С этой целью в стеклянную посуду емкостью 1 л отсаживали по 100 организмов и посуда переносилась в помещение с температурой около 16°C, благоприятной для черноморской популяции ночесветки [Битюков, 1971б; Павлова, 1970]. Один раз в двое суток в сосуд с культивируемой ночесветкой вносили пищу. Как известно, предпочитаемой пищей ночесветки является фитопланктон, в особенности диатомовые водоросли [Никитин, 1948; Миронов, 1954; Le Fevre, Grall, 1970]. Учитывая это, а также результаты многолетних наблюдений питания и развития черноморской ночесветки, Л.А. Ланской для использования в опытах была составлена смесь из равных концентраций культур *Chaetoceros simplex*, *Chaetoceros affinis*, *Coscinodiscus sp.* и *Hitzia seriata*. Каждые 7 дней ночесветку пересаживали в свежую профильтрованную морскую воду в первоначальной концентрации. В результате ночесветка нормально развивалась в культуре более 30-40 суток.

Регистрацию характеристик светоизлучения облученной ночесветки проводили сразу после облучения, а также в первые часы после радиационного воздействия. Интервал времени между очередными стимуляциями на протяжении первых 6 ч, после облучения составлял от 1 до 2 ч. Кроме того, измерение параметров биолюминесценции ночесветки проводили через 24 и 48 ч после облучения. Одновременно с облученными организмами измеряли характеристики свечения контрольных организмов. Подобная методика позволила проследить характер развития лучевого поражения ночесветки, который в значительной мере зависит от ответных реакций организма компенсаторного порядка [Никитин, 1958; Кудряшов, Беренфельд, 1982].

Для изучения токсического воздействия на планктонные организмы солей металлов обычно используют критерии выживаемости особей (оценки LD₅₀, LD₁₀₀), их скорости роста и размножения. Указанные параметры – основные при аргументации того или иного биологического эффекта, однако зачастую получение этих оценок связано с длительными и сложными экспериментами. Для косвенного анализа влияния поллютантов используют некоторые физико-биохимические методы (например, измерение фотосинтеза и дыхания), позволяющие получать данные в более короткие сроки [Патин, 1979].

Нами в токсикологических экспериментах использовались биофизические критерии оценки «токсикологической резистентности», в качестве

которых исследована реакция биолюминесцентной системы планктонных организмов на воздействие различных концентраций тяжелых металлов. Поскольку биолюминесценция организмов – одно из звеньев в организации общего метаболизма живых систем, ее биохимические механизмы несомненно деформируются при изменении внешних условий. [Njus, Swift, 1979]. Экспрессивность получения информации с помощью данного теста при оценках токсикорезистентности живых форм – несомненное преимущество перед приведенными выше критериями.

В данных экспериментах анализировали амплитуду, интегральную энергию, среднюю интенсивность и общую продолжительность биолюминесцентных сигналов.

1.2.7. Методика обработки результатов инструментальной регистрации характеристик поля биолюминесценции и параметров светоизлучения планктонных организмов

Изучение параметров светоизлучения морских планктонных биолюминесцентных, представляющего собой одиночный импульс или их серию (разряд) [Nicol, 1958 а; Битюков, 1966 а, б], заключалось в определении ряда статистически значимых энергетических и временных характеристик. На рис. 12 приведена схема типичного сигнала биолюминесценции веслоногих раков и большинства динофлагеллят, а также приведена схема определения основных характеристик биолюминесцентного импульса [Битюков, Евстигнеев, 1982; Токарев, 1990].

Обработка такого сигнала заключается в определении энергетических и временных характеристик импульса светоизлучения, проводящемся в соответствии с принципами измерения подобных процессов в радиотехнике [Бернштейн, Рудяченко, 1963]. К числу временных характеристик относили продолжительность процесса светоизлучения (L), его длительность на уровнях 0,1 (L_{01}), 0,5 (L_{05}) и 0,9 (L_{09}) максимальной амплитуды импульса, длительность фронта нарастания (L_{ϕ}) от начала вспышки до ее максимальной величины, а также длительность спада ($L_{\text{сп}}$), определяемую между уровнями 0,1 и 0,9 максимальной амплитуды и называемую некоторыми авторами декрементом затухания [Филимонов, Тюлькова, 1981].

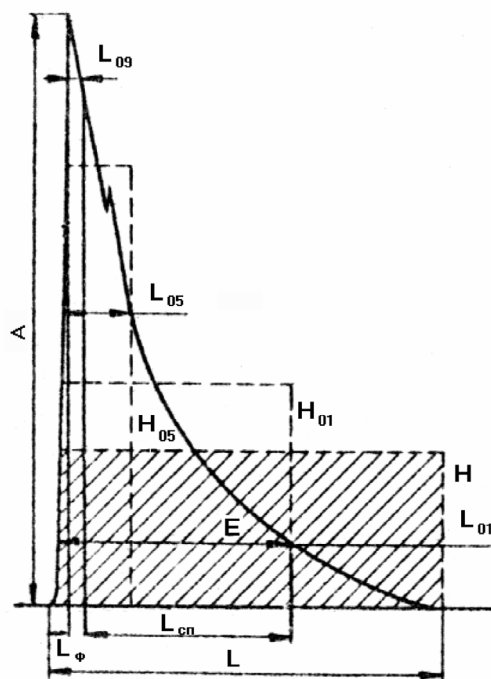


Рис. 12. Схема измерения биолюминесцентного импульса морских планктонтов. Объяснение в тексте.

К числу энергетических параметров вспышки относят её амплитуду (A), соответствующую максимальной интенсивности биолюминесценции; ряд средних величин, характеризующих интенсивность световой вспышки на уровнях 0,1 (A_{01}) и 0,5 (A_{05}) максимальной амплитуды; энергию свечения (E), приходящуюся на 1 см² фотокатода фотоприемника (ФЭУ), а также мощность светового излучения (H), равную средней интенсивности высвечивания на протяжении всего процесса биолюминесценции. При этом энергия светового излучения выражалась в джоулях на см², а его амплитуда – в мкВт·см². Такой комплексный анализ параметров биолюминесценции позволяет с высокой точностью оценить специфичность светового излучения организмов различной видовой принадлежности.

Приводимые в работе величины интенсивности и энергии световых вспышек соответствуют рассчитанной облученности фотоприемника, расположенного на расстоянии 1 см от организма. Ранее к такой размерности привели свои данные исследователи, изучавшие энергетические характеристики биолюминесценции копепод Северной Атлантики [David, Conover, 1961]. Необходимость такого пересчета очевидна, поскольку используемые исследователями аппаратные комплексы имели различную оптическую базу и это обусловило трудности сопоставления результатов измерения интенсивности свечения биолюминесцентных организмов, находящихся на различном расстоянии от фотоприемника. В частности, в используемой разными авторами аппаратуре такое расстояние изменялось от 2 до 17 см. Полученные параметры светового излучения каждого организма приводили к абсолютным значениям величины светового потока в энергетических единицах (мкВт·см²) или в реальный масштаб времени (с), используя соответствующие переводные коэффициенты.

Из полученных осциллограмм с записями биолюминесцентных вспышек для анализа отбирали только те, амплитуда сигнала на которых составляла не менее 10% от максимально зарегистрированной в данном эксперименте. Осциллограммы с зашкаленными вспышками также отбраковывались. Выбор верхнего предела вызывался тем, что при зашкаленном сигнале не представляется возможным установить его истинную амплитуду и связанные с ней характеристики. Выбор нижнего предела был обусловлен многолетним опытом лабораторных наблюдений, показавшим, что разброс амплитуды биолюминесценции одноразмерных организмов ночесветки при прочих равных условиях не превышает 40-50%.

Важной характеристикой светового излучения ночесветки является также безразмерный параметр Θ – отношение светового потока ее биолюминесценции, прошедшего через интерференционный светофильтр с $\lambda=487$ нм, к полному световому потоку. Известно [Balch, Нахо, 1984; Nicol, 1958, a], что спектр биолюминесценции ночесветки сплошной, находится в видимой области спектра с максимумом в области 480 нм. Изучение параметра Θ могло способствовать выявлению смещения максимума спектра свечения ночесветки при действии гамма-излучения в случае изменения химизма протекающих при световом излучении реакций. Кроме того, изучение изменения этого

параметра во времени, в сравнении с другими биофизическими и физиологическими характеристиками, важно для суждения о степени чувствительности к поражению ионизирующими излучениями важнейших структур клетки – биомембран и компонентов химической реакции свечения ночесветки.

Величину параметра Θ определяли аналогично другим характеристикам светоизлучения ночесветки методом считывания с проявленных осциллографических записей амплитуды сигналов, записанных «спектральным» и «интегральным» фотоумножителями, с последующим делением первой на вторую [Токарев, 1990].

При обработке данных радиобиологических экспериментов основными показателями влияния γ -облучения на ночесветку были выбраны традиционные критерии – выживаемость организмов и изменение их массы (размеров) за определенный промежуток времени [Даренская и др., 1968]. Примененный нами критерий изменения размеров клетки ночесветки вместо применяемого в радиобиологии теста на изменение массы организма при воздействии ионизирующих излучений в данном случае правомочно. Об этом, в частности, свидетельствует таблица, связывающая диаметр ночесветки и ее объем с весом организма, приводимая в работе Т.С. Петипа [1957].

Весь полученный материал по характеристикам биофизических полей Мирового океана, биологическим и абиотическим параметрам среды подвергался различным формам математической обработки с помощью методов одномерной и многомерной статистики [Афифи, Эйзен, 1982; Марпл-мл., 1990; Румшинский, 1963; Тьюки, 1981; Урбах, 1964]. Наиболее часто использовали вариационно-статистический, дисперсионный, корреляционный и спектральный анализы с помощью разнообразного математического аппарата. Поскольку методы математической обработки экспериментального материала наиболее разработаны для статистически нормальных (гауссовых) распределений, первым этапом обработки любых данных являлась их проверка на нормальность распределения вариантов в анализируемых выборках. Проверка осуществлялась по критерию Гири и несмещённым оценкам коэффициентов асимметрии и эксцесса [Парчевская, 1969; Лакин, 1973]. Программа позволяла также проверить гипотезу о логнормальном распределении вариантов.

Для анализа связей зависимых переменных (биофизических характеристик) с двумя и более независимыми переменными (биологическими и абиотическими факторами среды) применяли метод множественной линейной регрессии [Афифи, Эйзен, 1982]. Для каждой независимой переменной были вычислены коэффициенты регрессии, значения F-критерия для исключения и включения переменных на каждом шаге преобразований, коэффициенты частной корреляции с зависимой переменной [Афифи, Эйзен, 1982].

Описанный разнообразный математический аппарат позволил получить обширный статистически достоверный материал, использованный и проанализированный в настоящей работе.

ГЛАВА II

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СВЕЯЩИХСЯ ПЛАНКТОНТОВ

Биолюминесценция описана у представителей 28 отрядов животных и растительных организмов [Harvey, 1952; Гительзон, 1976, 1977; Гительзон и др., 1992]. Особенно широко это явление представлено у морских организмов в верхней 1000-метровой толще – от грибов и бактерий до кишечнораполостных, червей, моллюсков, ракообразных, иглокожих, рыб и других представителей нектона [Биолюминесценция..., 1975; Гительзон и др., 1992; Токарев и др., 2015; Harvey, 1952; Herring, Widder, 2001]. Вклад этих систематических групп в создание биолюминесцентного потенциала водной толщи определяется многими обстоятельствами, однако основную роль при его формировании в фотическом слое большинство авторов отдают различным фракциям планктонных организмов [Битюков и др., 1967, 1971 а, 1973, 1975 а,б,в; Битюков, Хлыстова, 1975; Гительзон и др., 1992; Евстигнеев, Хлыстова, 1992; Токарев, Радченко, 1985; Токарев, 2006; Fonda et al., 2004; Moline et al., 2009; Tett, 1971]. Кроме того, планктонное население оказывает прямое влияние на физико-химические свойства водных масс [Tokarev, 1996] и служит важнейшей продукционной характеристикой пелагиали, основанием трофической пирамиды океанической экосистемы [Виноградов, 1971, 1996].

Несмотря на появление в современной литературе экстравагантных взглядов, подвергающих сомнению справедливость существования такого понятия как «планктон» [Воеро et al., 1996], мы считаем необходимым в данном случае придерживаться классической терминологии и устоявшихся представлений. Под понятием «планктон» (блуждающие) мы понимаем классическое определение, данное немецким океанологом Виктором Хензеном в 1880 г. – это совокупность разнородных организмов, свободно дрейфующих в толще воды и неспособных сопротивляться течению.

Продукционные характеристики водных масс во многом определяет растительный планктон (фитопланктон), состоящий, в основном, из диатомовых водорослей, перидиней и кокколитофорид. Наиболее многочисленной группой планктонтов, имеющей огромное экологическое и хозяйственное значение, является зоопланктон. Он потребляет формирующееся в водоемах и приносящееся извне органическое вещество, ответственен за самоочищение водоемов и водотоков, составляет основу питания большинства видов

рыб, наконец, планктон служит прекрасным индикатором для оценки качества воды. В морском зоопланктоне доминируют ракообразные (главным образом веслоногие), многочисленные простейшие (радиолярии, фораминиферы, инфузории), кишечнотолостные (медузы, гребневики, сифонофоры), оболочники (сальпы, пиромомы, аппендикулярии), яйца рыб, личинки разных беспозвоночных, в том числе многих донных. При этом наибольшее видовое разнообразие планктона присуще тропическим водам океана.

Существует несколько классификаций планктона, в том числе – в зависимости от его размера. Наиболее общепринятой является следующая:

- мегалпланктон (0,2 – 2 м)
- макропланктон (0,02 – 0,20 м);
- мезопланктон (0,0002 – 0,02 м);
- микропланктон (20 – 200 мкм);
- нанопланктон (2 – 20 мкм);
- пикопланктон (0,2-2 мкм);
- фемтопланктон (<0,2 мкм).

По современным данным, наибольшую продукцию в океанических водах обеспечивает фототрофный пикопланктон [Заика и др., 1993]. В его составе недавно открыты мельчайшие из эукариот – празиофитовые водоросли рода *Osteococcus*. Если достаточно экзотической биолюминесценции первой группы (прежде всего – медуз и ряда представителей меропланктона) известно достаточно много и, по мнению авторов, нет смысла обращаться к ним в данной монографии, то, к сожалению, о свечении организмов из трех последних размерных рангов планктонтов практически не известно ничего. Поэтому нами в данной монографии рассмотрены планктонные биолюминесценты исключительно 2 – 3-ей размерных групп.

Кроме того, учитывая показанное в табл. 1 вертикальное распределение океанического планктона [Craig et al., 2010] нами в данной монографии приведены списки планктонтов, обитающих в верхнем продуктивном слое водной толщи (0-200 м), роль которого в формировании продуктивности океана невозможно переоценить [Виноградов, 1968; Виноградов и др., 1996].

В настоящее время существует достаточно много литературных источников, в которых приводятся списки планктонных биолюминесцентом и основные параметры светоизлучения ряда из них [Гительзон и др., 1984, 1992; Битюков и др., 1993; Евстигнеев, Битюков, 1990 а, б, с; Евстигнеев и др., 1993; Токарев и др., 2003; Morin, 1983; Roupin et al., 1999; Tett, Kelly, 1973]. В частности, в процессе наших исследований способность к свечению проверена у 364 видов фито- и зоопланктона, из которых 164 оказались биолюминесцентами, причём у 137 видов светоизлучение показано впервые [Биолюминесценция..., 1975; Битюков и др., 1993; Евстигнеев, Битюков, 1990; Евстигнеев и др., 1993]. При этом, основной вклад в создание поля биолюминесценции в большинстве регионов Мирового океана вносят планктонные водоросли отдела *Dynophyta* [Гительзон и др., 1992; Токарев и др., 2002; Morin, 1983], список светящихся видов которых представлен далее.

Таблица 1. Средняя плотность биолюминесцентных организмов (м^{-3}) внутри диапазонов глубин от 500 до 5000 м в различных регионах Средиземного моря: Адриатики ($n=6$), Сицилийского пролива ($n=9$), Лигурийского ($n=5$), NW Ионического ($n=9$), Тирренского ($n=5$) и E Ионического ($n=5$) морей. (Из Craig et al., 2010).

Регион Средиземного моря	Диапазон глубин (м)						
	500– 1000	1000– 1500	1500– 2000	2000– 2500	2500– 3000	3000– 4000	4000– 5000
Адриатика	2,61						
Сицилийский пролив	1,94	1,03					
Лигурийское море	2,12	0,87	0,61	0,71			
Северо-Западная часть Ионического моря	2,31	0,82	0,37	0,12			
Тирренское море	1,91	1,18	0,64	0,16	0,07		
Восточная часть Ионического моря	0,53	0,11	0,07	0,06	0,05	0,03	0,01

К сожалению, все опубликованные списки планктонных биолюминесцентных организмов недостаточно совершенны, поскольку либо региональны (зональны) [Битюков и др., 1993; Токарев и др., 2003; Morin, 1983], либо относятся только к отдельным фракциям (отделам) планктона [Евстигнеев, Битюков, 1990; Евстигнеев и др., 1993], либо не отвечают современной таксономической классификации [Гительзон и др., 1968, 1984, 1992; Harvey, 1952; Tett, Kelly, 1973], либо систематическая принадлежность отдельных гидробионтов до сих пор является предметом дискуссии [Дикарев, 1982; Нарусевич и др., 1988; Dikarev et al., 1982]. Поэтому появилась необходимость обобщения и систематизации накопленных научным сообществом материалов о видовом разнообразии светящихся планктонных организмов – наиболее широко представленной в формировании поля биолюминесценции Мирового океана группы гидробионтов. Нами сделана попытка привести не только наиболее полные на сегодняшний день списки светящихся видов планктонных организмов, но и показать характерные для различных классов, типов, родов и видов планктонных организмов параметры светового излучения при различных видах стимуляции и изменении этих параметров под воздействием антропогенного загрязнения различной природы.

2.1. Микропланктон

Лежащий в основе трофической пирамиды океана микропланктон занимает особое положение среди других фракций планктонного сообщества в силу не только этого обстоятельства. Прежде всего, это наиболее многочисленная и разнообразная по размерному спектру и числу видов группа план-

ктона. Кроме того, это единственная фракция планктонного сообщества, включающая кардинально различающиеся по типу питания и функционирования группы организмов – гетеротрофные, фототрофные и миксотрофные. Важным обстоятельством оказывается то, что эта группа планктонного сообщества обеспечивает стабильное состояние биосферы нашей Планеты, ежедневно поглощая гигантские количества CO_2 и предотвращая губительный для неё парниковый эффект. Наконец, именно эта фракция планктона вносит весомый, а в ряде регионов – основной вклад в формирование поля биолюминесценции Мирового океана [Битюков, 1982; Гительзон и др., 1992; Токарев, 2006].

К сожалению, несмотря на столь выдающуюся роль в биологии и экологии океана эта группа планктонного сообщества одна из наименее изученных в настоящее время, как в видовом аспекте, так и по степени исследования параметров её биолюминесценции.

2.1.1. Бактериопланктон

Ключевая трофическая роль бактерий в функционировании морских экосистем известна давно [Сорокин, 1977; Чепурнова и др., 1993]. Продуктивность бактериопланктона под 1 м² зачастую превышает первичную продукцию фитопланктона [Сорокин, 1977]. Так, бактериальная биомасса только в поверхностных водах тропической части Тихого океана составляет в среднем 15-30 мг•м³. В слое максимальной биомассы, определяемой по данным БЛ зондирований на глубинах 70-90 м, биомасса бактериопланктона увеличивается в 10-15 раз [Сорокин, 1977]. Второй максимум биомассы бактерий регистрируется на глубинах 400-600 м. Ниже этой глубины биомасса не превышает уже только 1-2 мг•м³. В шельфовых тропических водах продуктивность и биомасса бактерий увеличивается в 50-100 раз в сравнении с поверхностными водами открытого океана. Экскреция органических ассимилятов фитопланктоном в поверхностных водах составляет 30% тотального дневного фотосинтеза. Приблизительно 20-30% бактериопланктона существует в агрегациях, размером больших 4 мкм. Эти агрегации конструируются ювениальными стадиями фильтраторов – каланоидами и эуфаузидами.

Трудно переоценить роль бактерий в формировании поля биолюминесценции Мирового океана. Светящиеся бактерии – самые мелкие из светящихся организмов моря и самые мелкие живые излучатели вообще. По современной классификации светящиеся бактерии относятся к классу *Proteobacteria*, семейству *Vibrionaceae*, родам *Photobacterium*, *Vibrio* и *Lucibacterium* [Poupin et al., 1999; Urbanczyk et al., 2011].

Светящиеся бактерии, обитающие свободно в морской воде, относятся к сапрофитам: они питаются органическими веществами, растворенными в морской воде, разлагают остатки умерших животных и растений, часто поселяются на мертвой рыбе и кальмарах. Ферменты светящихся бактерий спо-

способны разлагать одно из самых устойчивых веществ биологического происхождения – хитин, покрывающий панцирь ракообразных, составляющих большую часть живой массы в океане. Разлагая остатки хитиновых скелетов отмерших рачков, непрерывным дождем оседающих на дно, светящиеся бактерии возвращают их вещество в океан и играют существенную роль в круговороте веществ.

Бактериальная клетка содержит около 1000 видов различных белков, а всего – более миллиона белковых молекул. Каждая молекула белка – цепочка из 100–250 аминокислот, построенных в строго определенном, заданном для каждого белка порядке. За 4–5 мин клетка успевает построить эти белки, перекопировать свою генетическую программу, заложенную в виде гигантской молекулы нуклеиновой кислоты, и синтезировать более простые молекулы. За секунду клетка бактерии может производить около 10^9 операций.

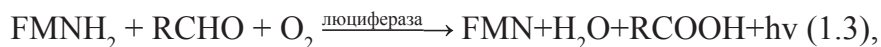
Светящиеся бактерии в морских водах обнаружены на разных широтах – от тропиков до полярных льдов, но до сравнительно недавнего времени их считали экзотическими формами среди обыкновенных бактерий. Уже в 60-е годы Р. И. Чумакова в экспедиции на НИС «Витязь» установила, что свечение среди морских бактерий не редкость и светящиеся бактерии регулярно присутствуют в пробах морской воды, взятых с глубин от нескольких метров до 2,7 км. Сравнительно мало светящихся бактерий у самой поверхности, где их развитие, видимо, подавляет сильный солнечный свет. На глубине около 100 м, у границы слоя фотосинтеза, где солнечный свет ослабевает настолько, что не может поддерживать жизнь растений, и начинается область темновых биологических процессов, лежит резко выраженный слой максимального развития светящихся бактерий. В этом слое из-за перепада плотности воды, как на жидком дне, скапливаются оседающие остатки погибших в верхних слоях животных и растений. Для бактерий тут образуется богатый источник органических веществ.

Необходимые биогенные элементы – азот и фосфор, которых мало в верхних слоях воды, где их поглощает растительный планктон, бактерии черпают из неистощенных глубинных вод. Поэтому здесь находится максимум бактериальной жизни: тут много питающихся органическим веществом сапрофитных бактерий. Но относительная доля светящихся бактерий здесь больше. Другой, менее выраженный максимум численности светящихся бактерий обнаружен на глубинах 800 и 1000 м.

В открытом океане на 1 л морской воды приходится в среднем до 1000 клеток светящихся бактерий. По мере приближения к берегам, к источникам органических веществ, которые смываются с суши в море, количество бактерий резко возрастает и может составлять десятки тысяч в литре. Повышается и доля светящихся форм. В водах открытого океана светится около 10% сапрофитных бактерий, а в лагунах коралловых атоллов – почти 60% всех бактерий [Гительзон и др., 1984].

Свечение бактерий в благоприятных условиях довольно яркое, в слегка затемненном помещении его хорошо видно простым глазом. Колонии бактерий на твердой питательной среде из агара светятся холодным зеленова-

то-голубым светом [Spruir-Van der Burg, 1950]. Данные по интенсивности свечения бактерий сильно разнятся по данным различных авторов. Так, по материалам А. М. Фиша с коллегами [1979] она составляет в среднем от единиц до тысяч квантов в секунду на одну бактериальную клетку, тогда как по данным американских коллег она не превышает долей кванта за аналогичный период [Phiefer et al., 1999]. В зависимости от условий содержания бактерий и внешних воздействий интенсивность их свечения может изменяться в десятки тысяч раз. Об этом свидетельствуют и приведенные в таблице 2 константы затухания люциферазной реакции бактерий *in vitro*. Хотя люциферазы разных видов светящихся бактерий имеют специфические физические и кинетические свойства, все они катализируют одну и ту же реакцию, которая может быть представлена в общем виде следующей схемой [Hastings, Nealson, 1978; Baldwin et al., 1995; Sasaki, 2012]:



где: FMNH₂ – восстановленный флавин;
RCHO – длинноцепочечный альдегид;
FMN – окисленный флавин;
RCOOH – длинноцепочечная жирная кислота;
hν – квант света.

Фермент люцифераза классифицирована как монооксигеназа и аналогична другим флавиновым монооксигеназам, известным также как оксидазы со смешанной функцией. Люцифераза катализирует окисление восстановленного флавина (FMNH₂) и длинноцепочечного альдегида (RCHO) в окисленный флавин (FMN), и в соответствующую длинноцепочечную жирную кислоту (RCOOH), происходит образование молекулы воды, а также излучение света. В роли субстратов люциферазы, но с меньшей эффективностью, чем участвующий в реакции флавиномононуклеотид, способны участвовать другие аналоги и изомеры флавина.

Несмотря на то, что бактериальная люминесценция – окислительный процесс, только около 20% потребленного O₂ расходуется люминесцентной системой. Незначительное количество O₂ используется в самом процессе излучения, а большая часть O₂ вовлечена в обратимое окисление флавинов, не сопровождающееся излучением кванта света. На флавиновом участке цепи переноса электронов люминесцентная система тесно связана с дыхательной цепью и отвлечение от дыхательной цепи происходит на уровне восстановленного флавина, но в дальнейшем биолуминесцентная реакция биохимической специфичностью не связана с дыханием [Wada et al., 1992]. Таким образом, люминесцентная система светящихся бактерий может рассматриваться как альтернативный электротранспортный путь, конкурентный цепи дыхательной системы. По мнению российских коллег люцифераза локализована в цепи переноса электронов и конкурирует за расход кислорода между дыханиями «световым» и «геминным», на долю которого приходится до

75% потребления O_2 [Данилов, Егоров, 1990]. Сильная зависимость формы осцилляций бактериальной люминесценции от количества кислорода подтверждена в экспериментах S. Sasaki [2012]. Им, в частности, показано, что осцилляции встречаются уже при очень низких величинах DO , причём после сильного свечения скорость роста бактерий уменьшается.

Генетическая природа бактериальной люминесцентной системы – *lux*-оперона – достаточно изучена и универсальна у всех известных видов светящихся бактерий: гены *luxA* и *luxB* кодируют α - и -субъединицы люциферазы, а гены *luxCDE* кодируют полипептиды, необходимые для синтеза длинноцепочных альдегидов [Гительзон и др., 1984; Данилов, Егоров, 1990; Meighen, 1993].

К настоящему времени выявлено действие нескольких десятков тысяч различных веществ на биолюминесценцию бактерий [Kaiser et al., 1988]. Это позволило получить высокочувствительный аналитический биолюминесцентный метод интегральной оценки токсичности различных классов химических веществ, их смесей и природных объектов. Люминесцентные бактерии сочетают в себе чувствительные структуры, ответственные за биоповреждение (клеточная мембрана, метаболические цепи, генетический аппарат) и объективный характер отклика на интегральное воздействие ксенобиотиков. Это обеспечивается тем, что генерируемый ими световой сигнал доступен для экспрессных количественных измерений, а между его величиной и концентрацией различных токсических соединений регистрируется обратная взаимосвязь, что позволило разработать методику количественной оценки токсичности ксенобиотиков [Ulitzur, 1991; Данилов, Ганшин, 1998].

Наряду с применением в качестве биосенсоров интактных клеток разных видов светящихся бактерий, чрезвычайно актуальны и активно развиваются работы по конструированию специфических генно-инженерных систем путем введения *lux*-оперона люминесцентных бактерий в геномы различных несветящихся организмов и бактериофагов [Расторгуев, Завильгельский, 2001]. Такие биосенсоры сертифицированы уже в ряде стран и нашли широкое применение, как для практических целей, так и в научных исследованиях, в которых *lux*-гены используют в качестве генов-репортеров [Ганшин, Данилов, 1997; Зарубина и др., 2005].

Биолюминесцентные биосенсоры используются для оценки загрязнения токсическими веществами воздушной среды. Так, было показано, что уменьшение интенсивности свечения люминесцентных бактерий пропорционально концентрации оксидантов и фотохимических продуктов в газовой среде, а также чувствительно к присутствию в воздухе паров гидразина и диметилгидразина, спирта, ацетона, H_2S_2 и др. В частности, с помощью светящихся бактерий была обнаружена утечка ядовитых компонентов ракетного топлива в кабину космического корабля, а германский проект TRIPLE-LUX включал созданный бактериальный биолюминесцентный тест для определения генотоксического действия радиации и качества воздуха при оценке риска здоровью космонавтов на МКС и в открытом космосе [Sie et al., 1966; Yorden et al., 1968; Ганшин, Данилов, 1997; Rabbow et al., 2003].

Таблица 2. Светящиеся бактерии Мирового океана и некоторые типичные параметры их свечения

РОД. Вид (синоним)	Интенсивность, (¹ квант•с ⁻¹ ; ² Вт•см ⁻²)	Оптический спектр, мкм (max)	Константы затухания, (с ⁻¹)*	Источник
PHOTOBACTERIUM.			0,78–1,03 0,16-0,35 0,39-0,51 0,12-0,50	Nealson, Hastings, 1978; Leisman et al., 1980; Poinar et al., 1980; Воробьева и др., 1981 Morin, 1983
<i>Photobacterium leiognathi</i> , Boisvert et al., 1967	10 ⁴ -10 ⁵ кв•(с•кл) ⁻¹	481		Widder et al., 1983
<i>Photobacterium phosphoreum</i> , Cohn, 1878; Beijerinck, 1889 SYNONYMS: <i>Micrococcus phosphoreus</i> ; <i>Bacterium phosphorescens</i> ; <i>Pseudomonas lucifera</i> ; <i>Micrococcus physculus</i> ; <i>Coccobacillus acropoma</i> ; <i>Acinetobacter phosphorescens</i> ; <i>Photobacterium profundum</i>)		476 ¹ 481-483 ²		¹ – Young, 1981; ² – Widder et al., 1983
<i>Photobacterium kishitani</i>		479-521		Sasaki, 2012
VIBRIO (Benecke)			0,11-0,12 0,01-0,05 0,047 0.033-0,035	Nealson, Hastings, 1978; Leisman et al., 1980; Poinar et al., 1980 ; Воробьева и др., 1982
<i>Vibrio fischeri</i> , Beijerinck, 1889 SYNONYMS: <i>Photobacterium fischeri</i> , <i>Photobacterium logei</i> , <i>Bacterium phosphorescens indigenus</i> , <i>Microspira marina</i> , <i>Vibrio marinus</i> ,	¹ 0,266±0,191	483 и 540 489-545		Widder et al., 1983 Phiefer et al., 1999 Young, 1981;

Achromobacter fischeri, V. noctiluca, V. orientales					
<i>Vibrio harveyi</i> , Johnson, Shunk, 1936 SYNONYMES: <i>Achromobacter harveyi</i> , <i>Pseudomonas harveyi</i> , <i>Lucibacterium harveyi</i> , <i>Beneckea harveyi</i>			483-488 495		Rudy et al., 1980 Phiefer et al., 1999 Widder et al., 1983; Lapota et al., 1988
<i>Vibrio logei</i> , Harwood et al., 1980 SYNONYMES: <i>Photobacterium logei</i>					
<i>Vibrio splendidus</i> , Bejerinck, 1900 SYNONYMES: <i>Photobacter splendidum</i> , <i>Beneckea splendida</i>					
LUCIBACTERIUM (ALTEROMONAS и XENORHABDUS)				0,026	Poinar et al., 1980 Morin, 1983
<i>Xenorhabdus luminescens</i> (токсик) / US Patent 5571722 (1996					

* константы затухания люциферазной реакции in vitro

Интенсивность свечения *Vibrio indicus* определена в $4.95 \cdot 10^{-10} \text{ мкВт} \cdot \text{см}^{-2}$ при максимуме оптического спектра в 510 нм (Чумакова Р. И., Гительзон И. И. Светящиеся бактерии. – М.: Наука, 1975. – 108 с.).

Широко используют биолуминесцентные биосенсоры в анализах сбросов промышленных предприятий, а также при оценке качества воды рек, искусственных и естественных водоемов, атмосферных осадков, грунтовых вод, питьевой воды, стоков очистных сооружений, воды после фильтрации и регенерации [Жолдаков и др., 1989; Зарубина и др., 2005; Кесслер, 1982; Bulich, Isenberg, 1980].

Биолуминесцентный бактериальный тест активно используется для оценки биологического действия физических факторов – ультрафиолетового, ионизирующего, электро-магнитного излучений, СВЧ. При действии малых доз радиации (0,01-1,0 Гр) также наблюдали изменение интенсивности люминесценции у светящихся бактерий, что позволило предложить биолуминесцентный метод для разработки биодозиметрии малых доз радиации [Пархоменко и др., 2001].

Основными преимуществами люминесцентного бактериального теста являются: точность и воспроизводимость результатов (ошибка не более 10%), малый объем анализируемого вещества (0,1-1 мл), удобство и простота анализа (небольшое число вспомогательных подготовительных операций, автоматическое определение индекса токсичности на современных люминометрах), стабильность и стандартность биотеста (клетки бактерий лиофильно высушены, после регидратирования биотест стабилен по свечению), возможность проведения анализов в лабораторных и полевых условиях, разовых анализов и мониторинга *on-line*, безвредность технологии, ее экспрессность (время анализа 5-30 мин), возможность определения как острой, так и хронической токсичности [Кратасюк, Гительзон, 1982; Данилов, Ганшин, 1998].

Таким образом, анализ многочисленного литературного материала по использованию люминесцентных бактериальных тестов показал, что на их основе активно осуществляют мониторинг качества питьевой воды, природных и искусственных водоемов, почв, воздуха, химических материалов и изделий, экспрессный контроль отходов и отбросов промышленных предприятий, уровня токсичности лекарственных веществ, оценку безопасности продуктов питания и др. Этот тест уже длительный период также используется в санитарном мониторинге *on-line* качества окружающей среды и в радиоэкологии [Whipple, 1954].

2.1.2. Фитопланктон

Основной вклад в биолуминесценцию большинства регионов Мирового океана вносят планктонные водоросли отдела Dinophyta [Гительзон и др., 1992; Токарев и др., 2002; Nealson et al., 1986; Marcinko et al., 2013]. Как правило, это мелкие (десятки – сотни микрон) одиночные клетки, способные отвечать вспышкой света на любое внешнее раздражение – от механического и химического до электрического и оптического. Типичным и самым крупным представителем этой группы биолуминесцентных является

Noctiluca scintillans – шарообразная клетка до 1,5 мм в диаметре. Зачастую огромные скопления динофитовых водорослей вызывают поверхностное цветение вод («красные приливы»), характерные для северо-западной части Чёрного моря и ряда других регионов Мирового океана [Зайцев и др., 1988; Howell, 1953; Miyaguchi et al., 2006]. Именно им, многочисленным видам водорослей из родов *Gonyaulax*, *Protoperdinium* и *Ceratium*, принадлежит основная роль в биолюминесценции фотического слоя различных регионов Мирового океана.

Современный список свободно живущих динофлагеллят включает 1555 видов, принадлежащих 117 родам [Gomes, 2005; Marcinko et al., 2013]. Однако только сравнительно небольшое число видов динофлагеллят известны как биолюминесценты. При этом идентификация светящихся видов часто затруднена, в том числе, из-за наличия у видов светящихся и несветящихся клонов (рас) [Chang, 1960; Schmidt et al., 1978].

Достаточно широко известное [Евстигнеев и др., 1993; Poupin et al., 1999] число светящихся видов среди динофлагеллят (81-83) очевидно неполно. Так, по мнению некоторых авторов, большинство видов рода *Gonyaulax* (около 260) вероятно люминесценты [Sournia, 1986]. Вместе с тем, достаточно резонные возражения к опубликованному французскими исследователями списку фитопланктонных биолюминесцентов [Poupin et al., 1999] выразили английские коллеги [Marcinko et al., 2013]. В частности, ими отмечено, что список французских исследователей содержит очевидные неточности: пропуск светящихся видов *Alexandrium affine* [Liu et al., 2004] и *Pyrophacus steinii* [Lapota et al., 2007] и, наоборот, включение в него несветящейся водоросли *Prorocentrum micans* (табл. 3). Список английских коллег составлен исключительно по тем видам, свечение которых было зафиксировано в лабораторных условиях.

Таблица 3. Список светящихся видов динофлагеллят (из Marcinko et al., 2013).

№ п/п	Вид	Источник
1	2	3
1	<i>Alexandrium affine</i>	Liu et al., 2004
2	<i>Alexandrium fundyense</i>	Baker et al., 2008
3	<i>Alexandrium monilatum</i>	Latz et al., 2008; Sweeney, 1963
4	<i>Alexandrium ostenfeldii</i>	Kremp et al., 2009
5	<i>Alexandrium tamarense</i>	Buskey et al., 1983
6	<i>Alexandrium acatenella</i>	Esaias et al., 1973
7	<i>Alexandrium cf. catenella</i>	Sweeney, 1963; Esaias, Curl, 1972; Baker et al., 2008
8	<i>Ceratium breve</i>	Lapota, Losee, 1984
9	<i>Ceratium furca</i>	Sweeney, 1963; Lapota, Losee, 1984

1	2	3
10	<i>Ceratium fusus</i>	Kelly, 1968 a,b; Kelly, Katona, 1966; Lapota, Losee, 1984; Buskey, Swift, 1990; Lapota et al., 1992; Sullivan, Swift, 1995; Swift et al., 1995; Latz et al., 2004a
11	<i>Ceratium gibberum</i>	Lapota, Losee, 1984
12	<i>Ceratium horridum</i>	Lapota, Losee, 1984; Buskey, Swift, 1990; Batchelder et al., 1992
13	<i>Ceratocorys horrida</i>	Latz, Jeong, 1996; Latz et al., 2004a,b
14	<i>Fragilidium heterolobum</i>	Sweeney, 1963
15	<i>Alexandrium acatenella</i>	Esaias, Curl, 1972
16	<i>Gonyaulax catenata</i>	Tett, Kelly, 1973
17	<i>Gonyaulax digitale</i>	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968; Swift et al., 1995
18	<i>Gonyaulax excavata</i>	White, 1979
19	<i>Gonyaulax grindleyi</i>	Swift et al., 1995
20	<i>Gonyaulax hyalina</i>	Sweeney, 1963
21	<i>Gonyaulax monacantha</i>	Buskey, Swift, 1990
22	<i>Gonyaulax parva</i>	Swift et al., 1995
23	<i>Gonyaulax polygramma</i>	Buskey, Swift, 1990; Swift et al., 1995
24	<i>Gonyaulax scrippsae</i>	Buskey, Swift, 1990
25	<i>Gonyaulax sphaeroides</i>	Sweeney, 1963
26	<i>Gonyaulax spinifera</i>	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968; Swift et al., 1995
27	<i>Lingulodinium polyedrum</i> (<i>Gonyaulax polyedra</i>)	Sweeney, 1963; Biggley et al., 1969; Esaias, Curl, 1972; Abrahams, Townsend, 1993; Latz, Rohr, 1999; Latz et al., 2004a,b; von Dassow et al., 2005; Maldonado, Latz, 2007, Latz et al., 2009
28	<i>Noctiluca scintillans</i>	Sweeney, 1971; Swift et al., 1973; Buskey, Swift, 1990; Buskey et al., 1992
29	<i>Polykrikos kofoidii</i>	Buskey et al., 1992
30	<i>Polykrikos schwartzii</i>	Tett, 1971
31	<i>Protoceratium reticulatum</i>	Liu et al., 2004

1	2	3
32	<i>Protoperidinium antarcticum</i>	Raymond, DeVries, 1976
33	<i>Protoperidinium brevipes/breve</i>	Swift et al., 1995
34	<i>Protoperidinium brochii</i>	Sweeney, 1963
35	<i>Protoperidinium ceraseus</i>	Swift et al., 1995
36	<i>Protoperidinium claudicans</i>	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968
37	<i>Protoperidinium concoides</i>	Swift et al., 1995
38	<i>Protoperidinium conicum</i>	Sweeney, 1963; Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968; Swift et al., 1995
39	<i>Protoperidinium crassipes</i>	Buskey, Swift, 1990; Buskey et al., 1992; Swift et al., 1995
40	<i>Protoperidinium curtipes</i>	Lapota et al., 1989, 1992
41	<i>Protoperidinium depressum)</i>	Sweeney, 1963; Kelly, 1968; Lapota, Losee, 1984; Lapota et al., 1989; Buskey et al., 1992; Swift et al., 1995; Li et al., 1996
42	<i>Protoperidinium divergens</i>	Kelly, 1968; Buskey et al., 1992; Latz, Jeong, 1996
43	<i>Protoperidinium excentricum</i>	Buskey et al., 1992
44	<i>Protoperidinium exiquipes</i>	Buskey et al., 1992
45	<i>Protoperidinium globulus</i>	Kelly, 1968; Buskey, Swift, 1990; Swift et al., 1995
46	<i>Protoperidinium granii)</i>	Kelly, Katona, 1966; Swift et al., 1995
47	<i>Protoperidinium huberi</i>	Buskey et al., 1994
48	<i>Protoperidinium leonis</i>	Kelly, 1968 b; Buskey, Swift, 1990; Swift et al., 1995; Herren et al., 2004
49	<i>Protoperidinium minutum</i>	Swift et al., 1995
50	<i>Protoperidinium oceanicum</i>	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968; Lapota, Losee, 1984; Buskey, Swift, 1990
51	<i>Protoperidinium ovatum</i>	Swift et al., 1995; Buskey, Swift, 1990
52	<i>Protoperidinium pallidum</i>	Kelly, 1968; Swift et al., 1995; Buskey, Swift, 1990

1	2	3
53	<i>Protoperidinium pellucidum</i>	Swift et al., 1995
54	<i>Protoperidinium pentagonum</i>	Sweeney, 1963; Kelly, 1968; Buskey et al., 1992; Swift et al., 1995
55	<i>Protoperidinium punctulatum</i>	Kelly, 1968
56	<i>Protoperidinium pyriforme</i>	Swift et al., 1995
57	<i>Protoperidinium saltans</i>	Swift et al., 1995
58	<i>Protoperidinium sinaicum</i>	Swift et al., 1995
59	<i>Protoperidinium sournia</i>	Swift et al., 1995
60	<i>Protoperidinium steinii</i>	Buskey, Swift, 1990; Swift et al., 1995
61	<i>Protoperidinium subinerme</i>	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968
62	<i>Protoperidinium tubum</i>	Swift et al., 1995
63	<i>Pyrocystis acuta</i>	Swift et al., 1973
64	<i>Pyrocystis fusiformis</i>	Swift et al., 1973; Case, 1995; Fleisher et al., 2004b
65	<i>Pyrocystis lunula</i>	Kelly, Katona, 1966; Biggley et al., 1969; Swift et al., 1973; Seo, Fritz, 2000; Craig et al., 2003
66	<i>Pyrocystis noctiluca</i>	Herring, 1983; Cussatlegras, Le Gal, 2004; Buskey, Swift, 1990
67	<i>Pyrodinium bahamense</i>	Biggley et al., 1969
68	<i>Pyrophacus steinii</i>	Lapota et al., 2007

Поэтому их список не включает виды, свечение которых спорно, например, *Ceratium tripos*, или виды, о биолюминесценции которых известно по высокой корреляции между их численностью в пробах и БП, таких как *Alexandrium margalefii*. [Marcinko et al., 2013]. Список очевидно не полный. В частности, бросается в глаза явно заниженное количество видов рода *Ceratium*.

Четкой видовой специфики светоизлучения по форме импульса среди динофлагеллят не зарегистрировано. Эмиссия света у динофлагеллят находится под генетическим контролем, на что указывает существование светящихся и несветящихся клонов в пределах одного вида [Chang, 1960; Schmidt et al., 1978; Sweeney, Bouch, 1966].

Эмиссия биолюминесценции динофлагеллят, скорость её нарастания и спада определяются в естественных условиях и при эксперименте уровнем сдвигового стресса жидкости, превышающего некоторый порог и деформирующего стенку (пелликулу) клетки [Latz et al., 2004a; Maldonado, Latz, 2007]. Океанические виды имеют более низкий порог стрессового сдвига,

чем их прибрежные аналоги, что предполагает зависимость этого порога от адаптации видов к условиям окружающей среды (например, к турбулентности, которая выше в прибрежных регионах в сравнении с океаническими). Эта гипотеза была подтверждена Roch с коллегами [1990], а также Cussatlegras и Le Gal (2004), показавшими на культуре *Pyrocystis pseudonociluca*, что турбулизованный поток триггирует намного больше вспышек, чем стационарно-ламинарный. Было показано также, что биолюминесценция у вида *Lingulodinium polyedrum* строго зависит не только от уровня стресса, но также и от скорости его увеличения [Marcinko et al., 2013]. Свечение организмов после их стимуляции с высокой скоростью сообщения стресса становились нечувствительны к медленно нарастающему стрессу [Von Dassow et al., 2005].

Степень биолюминесцентной экспрессии клеток и более высокоорганизованных организмов, ее временные и энергетические показатели зависят от освещенности и солености среды, времени суток, размеров организма и его физиологического состояния [Битюков, 1966; Битюков, 1969, 1971; Токарев, 1990; Njus, Swift, 1979], чему будут посвящены материалы следующих глав монографии.

Воздействие ряда факторов способно существенно модифицировать характеристики биолюминесценции водорослей. При этом качественно новыми для биоты являются факторы антропогенного происхождения, в том числе промышленные и агротехнические сбросы.

Так, биолюминесцентная система динофитовых, как один из фермент-субстратных модулей в комплексе внутренних биофизических циклов организма, испытывает определенные сдвиги при контакте с токсикантами.

Важной характеристикой биолюминесценции планктонтов является ее суточная ритмика. Диапазон литературных источников о суточной ритмике биолюминесценции достаточно широк – от визуального констатирования до количественных измерений параметров этого процесса с помощью инструментальной техники для изучения слабых световых потоков, которые были начаты более полвека тому назад [Битюков, 1967 б; Воронина, Гительзон, 1965; McMurrey, 1971; Seliger et al., 1969; Sweeney, 1972]. Результаты исследований характеристик суточных ритмов светоизлучения биолюминесценто-в, а также изменений интенсивности формируемого ими поля биолюминесценции можно в кратком виде свести к следующему. Биолюминесценты из фототрофов, представленные динофлагеллятами, имеют два типа суточной ритмики: эндогенный и экзогенный (рис. 13). Однако и в первом и во втором случаях ночной уровень их биолюминесценции превосходит дневной в 30 – 100 раз. Суточная ритмика гетеротрофных планктонных биолюминесценто-в выражена значительно слабее, чем у фотосинтезирующих. Так, превышение ночного уровня интенсивности свечения над дневным у представителей различных филогенетических групп гетеротрофов находится в пределах одного порядка.

Важным абиотическим фактором, влияющим на модификацию суточной ритмики ПБ, оказывается и региональная изменчивость суточного хода

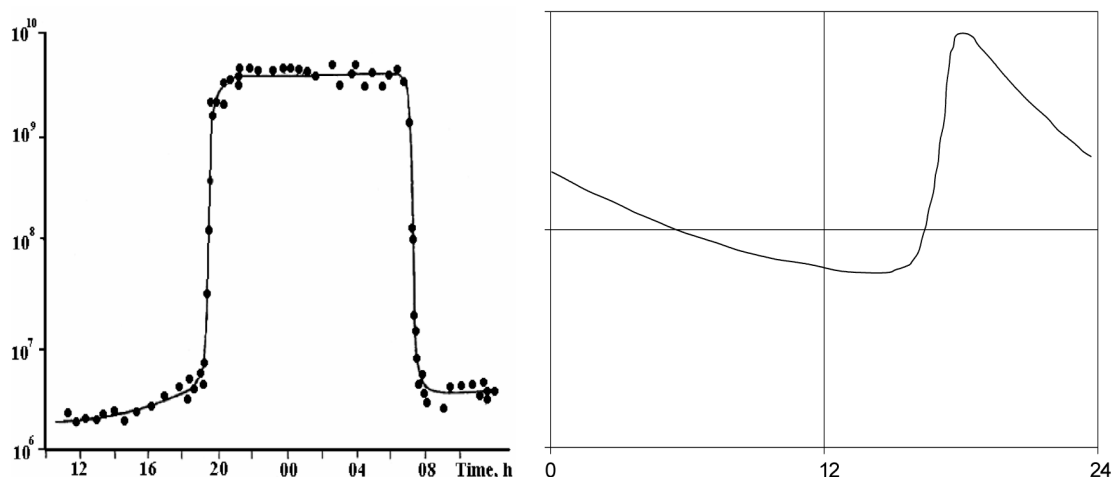


Рис. 13. Суточная ритмика биолюминесценции динофлагеллят: *Pyrosystis lunula* (a), имеющей эндогенный циркадный ритм [Biggley et al., 1969], и *Lingulodinium polyedrum* (*Gonyaulax poluedra*) (b), которой присущ экзогенный циркадный ритм светоизлучения [Pittendrigh, 1981].

астрономической освещенности и даже его спектра. Известно, например, что фотоингибирование биолюминесценции динофлагеллят и бактерий наиболее эффективно достигается светом, спектральный состав которого близок к синей области [Sweeney et al., 1959].

Не менее важными, а в ряде случаев более значимыми, являются изменения характеристик биолюминесценции динофлагеллят в онтогенезе. Впрочем, эти особенности варибельности параметров светоизлучения фитопланктонтов, равно как и отмеченная выше их суточная динамика будут подробно проанализированы в следующей главе настоящей монографии.

В таблице 4, составленной на основании оригинальных и литературных данных, приводится видовой состав светящихся динофлагеллят по материалам работы П.В. Евстигнеева с соавторами (1993). Принадлежность того или иного вида к светящимся организмам необходимо, однако, оговорить в рамках определенных допущений. Трудности возникали в случае единичных ответов при больших выборках (например, в экспериментах с *Ceratium carriense*) и при малом числе испытаний (*Protoperidinium brevipes*, *P. leonis*, *Ceratium bigelowii*). С целью минимизации субъективности суждения о принадлежности вида к светящимся организмам использовали оценку доверительного интервала границ выборочной доли, которая определялась по формуле [Лакин, 1973]:

$$P = \frac{m}{n} \pm t_m, \quad (1.4)$$

где: n и m – абсолютные численности исследованных организмов,
 P – выборочная доля.

В соответствии с табличными значениями φ находили верхнюю и нижнюю границы доверительного интервала. В случае, если он перекрывал

долю светящихся экземпляров, исследуемый вид относили к вызывающему сомнение [Евстигнеев и др., 1993].

Названия таксонов в таблице приведены в соответствии с данными по таксономии и систематике этой группы водорослей, аналогично использованной в работе с привлечением коллег из Санкт-Петербурга [Евстигнеев и др., 1993]. Так, *Peridinium breve* оставлен в роде *Peridinium* Ehrenberg, хотя систематика этого вида сложна и, по-видимому, он является синонимом одного из видов рода *Protoperidinium* Bergh. Представлены доводы рассматривать род *Protogonyaulax* Taylor, объединивший виды *Gonyaulax* Diesing из так называемой группы «*tamarensis*» или «*catenella*», в качестве синонима рода *Alexandrium* Halim [Balech, 1989; Steidinger, 1990] и т.д.

Приведенный в табл. 4 список светящихся динофлагеллят содержит 83 вида (95 названий с учетом внутривидовых таксонов), в частности, представителей родов *Protoperidinium* в (30 видов), *Ceratium* Schrank (27), *Gonyaulax* (9), *Pyrocystis* Murex и Haeckel (6). Из динофитовых в качестве биолюминесцентных 31 вид приводится впервые, из них 2 вида – из родов *Dinophysis*, для которых способные к биолюминесценции представители не были известны [Евстигнеев и др., 1993].

Следуя классификации динофитовых F. Taylor [1987], виды, способные излучать свет, являются представителями порядков, расположенных в середине системы динофитовых: клеток. В тоже время светящиеся организмы не отмечены в наиболее примитивных порядках *Desmomonadales*, *Desmocapsales* и *Proocentrales*, а также в порядках, включающих в себя подавляющее большинство паразитических и симбиотических видов. Другими словами, в целом биолюминесценция свойственна морским планктонным формам с монадной структурой, преобладающей на протяжении большей части жизненного цикла [Евстигнеев и др., 1993].

Таблица 4. Фитопланктонные биолюминесценты Мирового океана [Евстигнеев и др., 1993].

Вид	Способ определения			Источник
	Визуальный		Ин-стру-мен-таль-ный	
	Досто-верно	Сом-ни-тельно		
1	2	3	4	5
<i>Ceratium arcticum</i> (Ehr.) Cl.	-	+	-	Оригинал.
<i>C. bigelowii</i> Kof.	-	+	+	Оригинал.
<i>C. breve</i>	-	-	+	Lapota and Losee 1984
<i>C. buceros</i> f. <i>molle</i> (Kof.) Schill.	+	-	-	Оригинал.
<i>C. buceros</i> f. <i>tenue</i> (Ostf. et Schmidt)	-	+	-	Оригинал.
<i>C. candelabrum</i> (Ehr.) Stein	+	-	+	Оригинал.
<i>C. candelabrum</i> f. <i>curvatulum</i> Jorg.	+	-	-	Оригинал.
<i>C. caricense</i> f. <i>volans</i> (Jorg.) Cl.	+	-	-	Оригинал.

1	2	3	4	5
<i>C. contortum</i> (Gour.) Cl.	+	-	-	Оригинал.
<i>C. dens</i> Ostf. et Schmidt	-	+	-	Tett, 1971, оригинал.
<i>C. furca</i> (Ehr.) Clap et Lach	+	-	+	Ludwig, 1898 Sweeney, 1963; Lapota, Losee, 1984
<i>C. fusus</i> (Ehr.) Dujar	+	-	+	Lebour, 1925; Sweeney, 1963; Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968; Lapota, Losee, 1984; Buskey, Swift, 1990; Lapota et al., 1992; оригинал.
<i>C. gravidum</i> Gour.	+	-	+	Оригинал.
<i>C. hexacantum</i> (Lemm.) Jorg.	+	-	-	Оригинал.
<i>C. horridum</i> Gran.	-	+	-	Ludwig, 1898
<i>C. humile</i> Jorg.	-	+	-	Оригинал.
<i>C. cariense</i>	-	+	-	Оригинал.
<i>C. carstenii</i> Pav.	-	+	-	Оригинал.
<i>C. longinum</i> Karst.	+	-	-	Оригинал.
<i>C. longirostrum</i> Cour.	+	-	-	Оригинал.
<i>C. lunula</i> Schim.	+	-	-	Оригинал.
<i>C. macroceros</i> (Ehr.) Cl.	+	-	-	Оригинал.
<i>C. massiliense</i> (Gour.) Jorg.	-	+	-	Оригинал.
<i>C. pulchellum</i> Schrod.	+	-	-	Оригинал.
<i>C. palchellum</i> f. semipulchellum Jorg.	-	+	-	Оригинал.
<i>C. simmetricum</i> Pav.	+	-	-	Оригинал.
<i>C. tripos</i> (Mull.) Nitzsch.	-	+	-	Reinke, 1898; Zacharias, 1905
<i>Ceratocoris horrida</i> Stein.	+	-	-	Оригинал.
<i>Fragidinium heterolobum</i> Balech.	+	-	-	Sweeney, 1962
<i>Glenodinium lenticula</i> (Berg.) Schill.	+	-	+	Оригинал.
<i>Gonyaulax cateneta</i> (Lev.) Kof.	+	-	-	Tett, 1971; оригинал
<i>G. catenella</i>	+	-	-	Sweeney, 1963
<i>G. hyalina</i> Ost. et Schmidt	-	+	-	Sweeney, 1963
<i>G. digitale</i> (Pouch.) Kof.	+	-	+	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968; оригинал.
<i>G. monilata</i>	+	-	-	Sweeney, 1963; Tett, 1971; оригинал
<i>G. polygramma</i> Stein	-	+	-	Nashikawa, 1901; Taylor, 1962; Buskey, Swift, 1990; оригинал

1	2	3	4	5
<i>G. sphaeroides</i> Kof.	+	-	-	Sweeney, 1963; Kelly, 1968; оригинал
<i>G. spinifera</i> (Clap. et Lach.) Die-sing	+	-	+	Kelly, Katona, 1968; Kelly, 1968
<i>Goniodoma polyedricum</i> (Pouch) Gorg.	-	+	-	Schiller, 1933
<i>Gymnodinium flavum</i> Kof. et Swezy	-	+	-	Kofoed, Swesy, 1921
<i>G. sanguineum</i>	-	+	-	Hirasaka, 1922
<i>Lingolodinium polyedrum</i> (<i>G. polyedra</i> Stein)	+	-	+	Harvey, 1952; Hastings et al., 1958; Hastings, Sweeney, 1957 b; Haxo, Sweeney, 1955 Sweeney, 1963; Biggley et al., 1969; Swift et al., 1973; Latz, Lee, 1995; Hamman, Seliger, 1978, 1982; оригинал
<i>Noctiluca scintillans</i> Mac. (<i>N. miliaris</i> Sur.)	+	-	+	Harvey, 1952; Sweeney, 1963; Buskey, Swift, 1990; Buskey et al., 1992; Гительзон, Чумакова, 1968; оригинал.
<i>Ornitocercus</i> sp.	-	+	-	Оригинал.
<i>Pyrodinium bahamense</i>	+	-	-	Harvey, 1952; Sweeney, 1963; Soli 1966; оригинал
<i>Peridinium. brochi</i> Kof. u Swezy.	+	-	+	Sweeney, 1963, оригинал.
<i>P. candelabrum</i> (Ehr.) Stein	-	+	-	Sweeney, 1963; Tett, 1971. оригинал
<i>P. crassipes</i> Kof	+	-	+	Оригинал.
<i>P. curvipes</i> Ostf.	+	-	-	Tett, 1971
<i>P. diabolus</i> Cl.	+	-	+	Оригинал.
<i>P. claudicans</i> Paul.	+	-	+	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968; оригинал.
<i>P. conicum</i> (Gran.) Ostf. et Schmidt	+	-	+	Sweeney, 1963; Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968; Tett, 1971. оригинал

1	2	3	4	5
<i>P. depressum</i> Bail	+	-	+	Sweeney, 1963; Kell, 1968; Tett, 1971; оригинал.
<i>P. divergens</i> Ehr.	+	-	+	Kelly, 1968; Tett, 1971; Оригинал
<i>P. elegans</i> Cl.	+	-	-	Оригинал.
<i>P. eleonis</i>	+	-	-	Оригинал.
<i>P. eugrammum</i>	-	+	-	Ludwig, 1898
<i>P. globulus</i> Stein	+	-	-	Kelly, 1968. оригинал
<i>P. gracile</i> Gran.	-	+	-	Оригинал.
<i>P. granii</i> Ostf.	+	-	+	Ganapati et al., 1959; Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968, оригинал.
<i>P. leonis</i> Pav.	+	-	+	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968; Tett, 1971; оригинал.
<i>P. obtusum</i> Karst.	+	-	+	Оригинал.
<i>P. oceanicum</i> Vank.	+	-	+	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968
<i>P. ovatum</i> Schill.	+	-	-	Tett, 1971.
<i>P. pallidum</i> Ostr.	+	-	+	Kelly, 1968; Tett, 1971; оригинал
<i>P. pedunculatum</i> Schutt.	+	-	+	Оригинал.
<i>P. pellucidum</i> (Bergh.) Schutt.	+	-	+	Оригинал.
<i>P. pentagonum</i> Gran.	+	-	+	Sweeney, 1963; Kelly Katona, 1966; Kelly, 1968, оригинал.
<i>P. punctulatum</i>	+	-	+	Kelly, 1968
<i>P. seta</i>	-	+	-	Ludwig, 1898
<i>P. solidicornie</i> an.	+	-	+	Оригинал.
<i>P. spiniferum</i> Schill.	+	-	+	Оригинал.
<i>P. steinii</i> Schutt.	+	-	+	Tett, 1971, оригинал.
<i>P. subinerme</i> Paul.	+	-	+	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968
<i>P. trochoideum</i> (Stein) Lemn.	+	-	-	Оригинал.
<i>Polycricos schwarzi</i> Butsch.	+	-	-	Tett, 1971
<i>Prorocentrum micans</i> Ehr.	-	+	-	Ehrenberg, 1934
<i>Pyrocystis elegans</i> Pav.	+	-	+	Оригинал.
<i>P. fusiformis</i> (Them.) Murr.	+	-	+	Оригинал.
<i>P. hamulus f. inequalis</i> Schrod.	+	-	+	Оригинал.

1	2	3	4	5
<i>P. lunula</i> Schutt.	+	-	+	Tett, 1971; оригинал.
<i>P. minima</i> Matr.	+	-	+	Оригинал.
<i>P. pseudonociluca</i> (Thom.)	+	-	+	Kofoed, Schwezy, 1921; Sweeney, 1963; оригинал.

ИТОГО: 83 вида

При исследовании биолюминесценции у 173 видов и внутривидовых таксонов процент клеток, ответивших вспышкой на внешний стимул, колебался в широких пределах. Отсутствие вспышки можно объяснить рядом факторов, в том числе наследственно обусловленными. Так, существование темновых рас наряду со светящимися отмечено у *Gonyaulax excavata* [Schmidt et al., 1978], *Noctiluca scintillans* [Chang, 1960; Eckert, Findlay, 1962], *Dissodinium lunula* [Swift et al., 1973] и других видов [Nordli, 1957; Sweeney, 1963; Sweeney, Bouch, 1966; Kelly, 1968 a, b; Tett, 1971]. Для некоторых видов динофитовых известна сезонная ритмика биолюминесценции. Например, *Protoperidinium claudicans* светится лишь в определенные сезоны года [Kelly, 1968a, b].

Достаточно противоречивая картина наблюдается у видов рода *Ceratium*: один вид может быть представлен как светящимися, так и несветящимися формами. Например, у *C. macroceros* по 1 светящейся и 1 несветящейся форме, у *C. trichoceros*, *C. hexacanthum* и *C. massiliense* по 1 светящейся и 2 несветящимся формам, у *C. horridum* 3 светящиеся и 3 несветящиеся формы из числа исследованных. Число светящихся видов по отношению к общему количеству изученных видов в пределах рода для разных родов было различным и составляло для родов: *Ceratium* – 55.4%, *Gonyaulax* – 61.5, *Pyrocystis* – 83.3, *Protoperidinium* – 84.4 % [Евстигнеев и др., 1993].

К сожалению, таблица 4 также не лишена очевидных недостатков. С одной стороны в ней приводятся виды, свечение которых не подтверждено лабораторными экспериментами (*Prorocentrum micans*, *Ceratium tripos*), а с другой – в ней отсутствуют материалы по светящимся видам динофлагеллят, приведенным в более поздних публикациях. Поэтому появилась необходимость проанализировать весь имеемый к 2015 г. фактический материал и сформировать новый список динофлагеллят-биолюминесцентов.

В приведённой ниже таблице 5 сведены все известные нам из литературных источников, а также каталогизированные авторами лично светящиеся динофлагелляты Мирового океана. При этом из списка были исключены все виды, свечение которых вызывало сомнение по любой причине, в том числе – из-за отсутствия статистически значимого инструментального подтверждения. Новый список насчитывает 111 видов 14 родов. Самыми многочисленными, как и следовало ожидать, оказались виды родов *Pyrocystis* (7), *Gonyaulax* (12), *Ceratium* (25 видов) и *Protoperidinium* – (40).

Таблица 5. Светящиеся динофлагелляты Мирового океана.

N п/п	Вид	Источник
1	2	3
1	<i>A. acatenella</i> SYNONYMES: <i>Gonyaulax acatenella</i>	Esaias, Curl, 1972; Esaias et al., 1973; Евстигнеев и др., 1993; Sullivan, Swift, 1994
2	<i>Alexandrium affine</i>	Liu et al., 2004
3	cf. <i>catenella</i> Synonymes: <i>Gonyaulax catenella</i>	Sweeney, 1963; Esaias, Curl, 1972; Евстигнеев и др., 1993; Sullivan, Swift, 1994; Baker et al., 2008
4	<i>A. fundyense</i>	Baker et al., 2008
5	<i>A. monilatum</i>	Latz et al., 2008; Sweeney, 1963
6	<i>A. ostenfeldii</i>	Kremp et al., 2009
7	<i>A. tamarense</i> SYNONYMES: <i>Gonyaulax tamarensis</i> ; <i>G. excavata</i>	Buskey et al., 1983; Евстигнеев и др., 1993; Sullivan, Swift, 1994
8	<i>Ceratium arcticum</i>	оригинал
9	<i>C. bigelowii</i> Kof.	оригинал
10	<i>C. breve</i>	Lapota, Losee, 1984
11	<i>C. buceros</i> f. <i>molle</i> (Kof.) Schill	оригинал
12	<i>C. buceros</i> f. <i>tenue</i> (Ostf. et Schmidt)	оригинал
13	<i>C. candelabrum</i> (Ehr.) Stein	оригинал
14	<i>C. candelabrum</i> f. <i>curvatulum</i>	оригинал
15	<i>C. carienne</i> f. <i>volans</i> (Jorg.) Cl.	оригинал
16	<i>C. carstenii</i> Pav.	оригинал
17	<i>C. contortum</i> . Cl.	оригинал
18	<i>C. dens</i> Ostf. et Schmidt	Tett, 1971; оригинал.
19	<i>C. furca</i> SYNONYMES: <i>Peridinium furca</i>	Ludwig, 1898; Sweeney, 1963; Lapota, Losee, 1984; Rodriguez et al., 2006
20	<i>C. fusus</i> (Ehr.) Dujar SYNONYMES: <i>Peridinium fusus</i>	Lebour, 1925; Sweeney, 1963; Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968; Buskey, Swift, 1990; Lapota et al., 1992; Sullivan Swift, 1995; Swift et al., 1995; Latz et al., 2004a; оригинал.
21	<i>C. gibberum</i>	Lapota, Losee, 1984

1	2	3
22	<i>C. gravidum</i> Gour.	оригинал
23	<i>C. hexacantum</i> (Lemm.) Jorg.	оригинал
24	<i>C. horridum</i> Gran. SYNONYMES: <i>C. tenue</i>	Ludwig, 1889; Lapota, Losee, 1984; Buskey, Swift, 1990; Batchelder et al., 1992
25	<i>C. humile</i> Jorg.	оригинал
26	<i>C. longinum</i> Karst.	оригинал
27	<i>C. longirostrum</i> Cour.	оригинал
28	<i>C. lunula</i> Schim.	оригинал
29	<i>C. macroceros</i> (Ehr.) Cl.	оригинал
30	<i>C. massiliense</i> (Gour.) Jorg.	оригинал
31	<i>C. pulchellum</i> Schrod.	оригинал
32	<i>C. palchellum</i> f. <i>semipulchellum</i>	оригинал
33	<i>C. simmetricum</i> Pav.	оригинал
34	<i>Ceratocoris horrida</i> Stein	оригинал
35	<i>Fragilidium heterolobum</i>	Sweeney, 1963
36	<i>Glenodinium lenticula</i> (Berg.)	оригинал
37	<i>Gonyaulax catenata</i> SYNONYMES: <i>Protoperidinium catenatum</i> ; <i>Peridiniella catenata</i>	Tett, 1971; Lynch, 1978; оригинал
38	<i>G. digitale</i> (Pouch.) Kof. SYNONYMES: <i>Protoperidinium digitale</i>	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968; Swift et al., 1995; оригинал
39	<i>G. excavata</i>	White, 1979;
40	<i>G. grindleyi</i>	Swift et al., 1995;
41	<i>G. hyalina</i>	Sweeney, 1963;
42	<i>G. monacantha</i>	Buskey, Swift, 1990;
43	<i>G. monilata</i>	Sweeney, 1963; Tett 1971
44	<i>G. parva</i>	Swift et al., 1995
45	<i>G. polygramma</i>	Nashikawa, 1901; Taylor, 1962; Buskey, Swift, 1990; Swift et al., 1995; оригинал
46	<i>G. scrippsae</i>	Buskey, Swift, 1990
47	<i>G. sphaeroides</i>	Sweeney, 1963
48	<i>G. spinifera</i>	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968; Swift et al., 1995; оригинал
49	<i>Gymnodinium flavum</i>	Tett, 1971
50	<i>G. sanguineum</i> SYNONYMES: <i>G. splenders</i> ; <i>G. nelsinii</i>	Sweeney, 1963 Tett, 1971;

1	2	3
51	<i>Lingulodinium polyedrum</i> SYNONYMES: <i>Gonyaulax poluedra</i>	Sweeney, 1963; Biggley et al. , 1969; Esaias, Curl, 1972; Abrahams, Townsend, 1993; Latz, Rohr, 1999; Latz et al., 2004a,b; von Dassow et al. 2005; Maldonado, Latz, 2007; Latz et al., 2009; оригинал
52	<i>Noctiluca scintillans</i> Mac. SYNONYMES: <i>N. miliaris</i> Sur	Nicol, 1958a ; Eckert, 1965 ; Sweeney, 1971; Swift et al., 1973; Buskey, Swift, 1990; Buskey et al.,1992; оригинал
53	<i>Ornitocercus</i> sp.	оригинал
54	<i>Polykrikos kofoidii</i>	Buskey et al., 1992
55	<i>P. schwartzii</i>	Tett, 1971; Lynch, 1978
56	<i>Protoceratium reticulatum</i>	Liu et al., 2004
57	<i>Protoperidinium antarcticum</i>	Raymond, De Vries, 1976
58	<i>P. bipes</i> Synonymes: <i>P. minisculum</i>	Swift et al. ,1995
59	<i>P. brevipes/breve</i>	Swift et al. ,1995
60	<i>P. brochii</i>	Sweeney, 1963; оригинал
61	<i>P. candelabrum</i> (Ehr.) Stein	Sweeney,1963; Tett, 1971; оригинал
62	<i>P. cerasus</i>	Swift et al.,1995
63	<i>P. claudicans</i>	Kelly, Katona , 1966; Kelly,1968; оригинал
64	<i>P. concoides</i>	Swift et al.,1995
65	<i>P. conicum</i>	Sweeney, 1963; Kelly, Katona , 1966; Kelly, 1968; Lapota, Losee, 1984 Swift et al., 1995; оригинал
66	<i>P. crassipes</i>	Buskey, Swift, 1990; Buskey et al., 1992; Swift et al., 1995; оригинал
67	<i>P. curtipes</i>	Lapota et al. 1992

1	2	3
68	<i>P. depressum</i>	Sweeney, 1963; Kelly, 1968; Lynch, 1978; Lapota, Losee, 1984; Lapota et al., 1989; Buskey et al., 1992; Swift et al., 1995; Li et al., 1996; оригинал
69	<i>P. diabolus</i> Cl.	оригинал
70	<i>P. divergens</i>	Kelly, 1968; Tett, 1971; Buskey et al., 1992; Latz, Jeong, 1996; оригинал
71	<i>P. elegans</i> Cl.	Оригинал; Sweeney, 1987
72	<i>P. eleonis</i>	оригинал
73	<i>P. eugrammum</i>	Sweeney, 1963; Tett, 1971
74	<i>P. excentricum</i>	Buskey et al., 1992;
75	<i>P. exiquipes</i>	Buskey et al., 1992;
76	<i>P. globulus</i> Stein SYNONYMES: <i>P. globulum</i>	Kelly, 1968; Buskey, Swift, 1990; Swift et al., 1995; оригинал
77	<i>P. gracile</i> Gran.	оригинал
78	<i>P. granii</i>	Ganapati et al., 1959; Kelly, Katona, 1966; Swift et al., 1995; оригинал
79	<i>P. heteracanthus</i>	Swift et al., 1995
80	<i>P. huberi</i>	Buskey et al., 1994;
81	<i>P. leonis</i> Pav.	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968; Tett, 1971; Buskey, Swift, 1990; Swift et al., 1995; Herren et al., 2004; оригинал
82	<i>P. minutum</i>	Swift et al., 1995
83	<i>P. nudum</i>	Swift et al., 1995
84	<i>P. obtusum</i> Karst.	оригинал
85	<i>P. oceanicum</i> SYNONYMES: <i>P. mirragi</i>	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968; Lapota, Losee, 1984; Buskey, Swift, 1990; оригинал
86	<i>P. ovatum</i>	Swift et al., 1995; Buskey, Swift, 1990

1	2	3
87	<i>P. pacificum</i> SYNONYMES: <i>P. capdevillei</i>	Buskey, 1995
88	<i>P. pallidum</i>	Kelly, 1968; Tett, 1971; Swift et al., 1995; Buskey, Swift, 1990; оригинал
89	<i>P. pellucidum</i> (Bergh.) Schutt.	Swift et al., 1995; оригинал
90	<i>P. pentagonum</i>	Sweeney, 1963; Kelly, 1968; Buskey et al., 1992; Swift et al., 1995; Оригинал
91	<i>P. polyedrium</i> SYNONYMES: <i>Triadinium polyedrium</i> <i>Goniodoma polyedrium</i>	Tett, 1971
92	<i>P. punctulatum</i>	Kelly, 1968; оригинал
93	<i>P. pyriforme</i>	Swift et al., 1995;
94	<i>P. saltans</i>	Swift et al., 1995;
95	<i>P. sinaicum</i>	Swift et al., 1995;
96	<i>P. solidicornie</i> Man.	оригинал
97	<i>P. sournia</i>	Swift et al., 1995
98	<i>P. spiniferum</i> Schill.	оригинал
99	<i>P. steinii</i> Schutt.	Tett, 1971; Buskey, Swift, 1990; Swift et al., 1995; оригинал
100	<i>P. subinermis</i> Paul.	Kelly, Katona, 1966; Kelly, 1968
101	<i>P. trochoideum</i> (Stein) Lemn.	оригинал
102	<i>P. tubum</i>	Swift et al., 1995
103	<i>Pyrocystis acuta</i>	Swift et al., 1973
104	<i>P. elegans</i> Pav.	оригинал
105	<i>P. fusiformis</i> (Them.) Murr.	Swift et al., 1973; Sweeney, 1982; оригинал
106	<i>P. hamulus</i> f. <i>inequalis</i> Schrod.	оригинал
107	<i>P. lunula</i> Schutt. SYNONYMES: <i>Dissodinium pseudolunula</i> ; <i>D. lunula</i> ; <i>Gymnodinium lunula</i>	Kelly, Katona (1966); Biggley et al. (1969); Swift et al. (1973); Seo, Fritz (2000); Craig et al. 2003
108	<i>P. minima</i> Matr.	оригинал

1	2	3
109	<i>P. noctiluca</i> Mur.	Kofoed, Schwezy, 1921; Sweeney, 1963; Herring, 1983; Cussatlegras, Le Gal, 2004; Buskey, Swift, 1990; оригинал
110	<i>Pyrodinium bahamense</i>	Harvey, 1952; Sweeney, 1963; Soli, 1966; Biggley et al., 1969; Rodriguez et a., 2006 оригинал
111	<i>Pyrophacus horologium steinii</i>	Herring, 1987 Lapota et al., 2007

В таблице 6 приведены характеристики биолюминесценции ряда массовых динофлагеллят, которые определялись в нативных для них условиях окружающей среды, в различных регионах Мирового океана, в разные сезоны, время суток и т.д. При известной осторожности манипулирования зачастую слишком разнородным материалом (различные методы и аппаратные комплексы) для нас значительно более важной оказалась возможность убедиться в правильности отнесения их к видам светящимся, проведения своего рода очередной каталогизации фитопланктонных биолюминесцентов пелагиали. Не менее важным моментом являлась возможность ранжирования динофлагеллят по интенсивности свечения, необходимая для целого ряда задач практической планктонологии, подразумевающей, в частности, автоматизацию каталогизации светящихся планктонтов в будущем [Гительзон и др., 1992] (табл. 7).

Как следует из таблицы 6, диапазон энергетических характеристик светоизлучения динофитовых достигает трех порядков величин. Так, амплитуда вспышек *Noctiluca scintillans* в 17 раз превышает ее средние значения у *Ceratium fusus* и в 100 раз – у *Protoperdinium sinaicum*. Энергия светоизлучения у этих же пар видов различается соответственно в 38 и 16 раз, а интенсивность – в 25 и 8 раз [Евстигнеев и др., 1993]. Для ряда видов водорослей энергетические характеристики светоизлучения можно представить как функцию веса и размера, корреляцию этих величин. По-видимому, это связано с большей вариабельностью веса по сравнению со средним диаметром.

Коэффициенты вариации энергетических параметров светоизлучения велики, что может быть обусловлено различным физиологическим состоянием исследованных экземпляров и различной методикой их высвечивания. При этом наименее варьирующей характеристикой оказалась средняя интенсивность вспышек. Специфика сигналов разных видов динофитовых водорослей проявлялась в большей мере при сравнительном анализе всего сигнала, а не отдельных участков. Достоверные ($\alpha=0,05$) различия в энергетике вспышек существуют между видами *Pyrocystis noctiluca* и *Ceratium*

Таблица 6. Основные характеристики светоизлучения некоторых светящихся Dinoflagellata Мирового океана

№ п/п	Вид	Параметры световой эмиссии		Источник
		Интенсивность*	Длительность (с)	
1		3	4	5
1	<i>A. acatenella</i>	(3,1-8,8)•10 ⁷ (2)		Esaias et al., 1973
2	<i>A. catenatta</i>	1,2•10 ⁻³ (4)		Lynch, 1978
3	<i>A. catenella</i>	(2,0-5,9)•10 ⁷ (2)		Esaias et al., 1973
4	<i>A. tamarense</i>	(1,5-3,6)•10 ⁷ (2)		Esaias et al., 1973
5	<i>Ceratium breve</i>	10 ⁸ (2)		Lapota, Losee, 1984
6	<i>Ceratium candelabrum</i> Stein	3,92 (1)	1,42-2,21	Евстигнеев и др., 1993
7	<i>C. extensum</i> (Courr.) Ch.	8,16 (1)	0,52 – 0,92	Евстигнеев и др., 1993
8	<i>C. furca</i> (Ehr.) Clap. et Lachm.	12,6-18,20 (1)	0,18-1,02	Евстигнеев и др., 1993
9	<i>C. fusus</i> (Ehr.) Duj.	6,24 – 12,00 (1) 5,3•10 ⁸ (2) (3,0±1,7)•10 ⁸ (2) (1,1 – 3,8)•10 ⁸ (2)	1,04-2,05	Евстигнеев и др., 1993; Esaias et al., 1973; Sullivan, Swift, 1994; Sullivan, Swift, 1995
10	<i>C. horridum</i>	4,7•10 ⁷ (2)		Lapota, Losee, 1984
11	<i>C. inflatum</i> (Kof.) Jord.	14,6(1)	0,39 – 0,74	Евстигнеев и др., 1993
12	<i>C. macroceros</i> (Ehr.) Clap.	84,8 (1)	6,9-9,7	Евстигнеев и др., 1993
13	<i>Gonyaulax apiculata</i> (Penard) Entz.	15,85 – 19,90 (1)	0,18-0,97	Евстигнеев, Битюков, 1990
14	<i>G. digitalis</i> (Pouch) Kof.	(0,21±0,11)•10 ⁸ (2) 3,84-4,40 (1)	0,36 – 0,68	Esaias, 1972 Евстигнеев и др., 1993
15	<i>G. monilata</i>	(5,5±0,7)•10 ⁷ (2)		Esaias et al., 1973
16	<i>G. polygramma</i> Stein	0,16•10 ⁸ (2)	0,1-0,27	Филимонов, Тюлькова, 1981; Buskey, Swift, 1990
17	<i>G. spinifera</i> (Clap. et Lachm.) Diesing	0,30•10 ⁸ (2)		Esaias, 1972
18	<i>Lingulodinium polyedrum</i> Dodge (<i>G. polyedra</i> Stein)	1,2•10 ⁸ (2) (1,2±12%)•10 ⁸ (2) 1,17•10 ⁸ (2) 1,26•10 ⁸ (2) 0,31•10 ⁸ (2) (1,2 – 3,5)•10 ⁸ (2) 2,3•10 ⁸ (2) 2,26•10 ⁸ (2)	0,13 0,14 0,13	Hastings, Sweeney, 1958; Seliger et al., 1969; Biggley et al., 1969; Swift et al., 1973; Loeblich, Loeblich, 1975; Schmitter et al., 1976; Lynch, 1978; Hamman, Seliger, 1980;

1	2	3	4	5
18			0.25 0.132	Nealson et al., 1986; Latz, Lee, 1995
19	<i>Noctiluca scintillans</i> Mac. (<i>Noctiluca miliaris</i> Sur.)	(0,03-0,16)•10 ⁻⁶ (3) (0,5-1,8)•10 ⁸ (2) 0.09 – 0.18 (1) 1.0 (1) (0,04-3,7)10 ¹¹ (2) (27-260)•10 ⁸ (2) 210•10 ⁸ (2) 10 ¹⁰ (2) 105.0 (1) (27–4000)•10 ⁸ (2)	0.1 – 0.25 1.68 0.16	Nicol, 1958; Eckert, 1965; Битюков, 1968; Гителзон и др., 1969; Sweeney, 1971; Swift et al., 1973; Hamman, Seliger, 1980; Buskey et al., 1990; Евстигнеев и др., 1993; Buskey, 1995
20	<i>Polykrikos schwartzii</i>	7,8•10 ⁻⁹ (4)		Lynch, 1978
21	<i>Protoperidinium brevipes</i> Ostf.	2.0•10 ⁸ (2) 64,0-107.1 (1)	1.12-1.99	Seliger, Biggley, 1982; Евстигнеев, Битюков, 1990
22	<i>P. brochii</i> Kof.	52.70 – 250.00 (1)	1.45 – 6.18	Евстигнеев и др., 1993
23	<i>P. claudicans</i> Pauls.	11.50-15.30 (1)	0.14 – 0.15	Евстигнеев и др., 1993
24	<i>P. conicum</i> (Gran.) Ostf. Schmidt	(34±8)•10 ⁸ (2)	0.11	Buskey, Swift, 1990; Latz, Lee, 1995
25	<i>P. crassipes</i>	(0.92-4.4)•10 ⁸ (2) 55.6 – 146.0 (1)	0.08 0.94 – 7.38	Филимонов, Тюлькова, 1981; Тюлькова, Филимонов, 1982; Евстигнеев и др., 1993
26	<i>P. depressum</i> Bail.	(50±17)•10 ⁸ (2) 105•10 ⁸ (2) 7,8•10 ⁹ (2)	0.055 – 0.095	Esaias, 1972; Esaias et al., 1973; Lynch, 1978; Филимонов, Тюлькова, 1981; Buskey et al., 1992; Евстигнеев и др., 1993
27	<i>P. diabolis</i> Ch.	(130 – 470)•10 ⁸ (2) 73.60-182.00 (1) 49.40 – 125.00 (1)	1.58 – 8.80 1.12 – 4.05	Евстигнеев и др., 1993
28	<i>P. divergens</i> Ehr.	13,2•10 ⁻³ (4) (30 – 290)•10 ⁸ (2) 63.80-226.00 (1) 144 – 18.6•10 ⁸ (2)	1.79	Lynch, 1978; Buskey et al., 1992; Евстигнеев и др., 1993; Latz, Jenig, 1996

1	2	3	4	5
29	<i>P. elegans</i> Clap.	4.95 – 9.63 (1)	0.14 – 0.32	Евстигнеев и др., 1993
30	<i>P. globulus</i> Stein	(45±17)•10 ⁸ (2) 63.6-103.0 (1)	0.078 – 0.122 2.40	Филимонов, Тюлькова, 1981 Евстигнеев, 1993
31	<i>P. granii</i> Ostf.	8.1±2.0•10 ⁸ (2) 45.10-73.40 (1)	1.65 – 12.50	Esaias, 1972; Евстигнеев и др., 1993
32	<i>P. leonis</i> Kiss	42.10-59.60 (1)	0.58 – 0.68	Евстигнеев и др., 1993
33	<i>P. obtusum</i>	1.0 – 4.9•10 ⁻³ (1)		Евстигнеев и др., 1993
34	<i>P. oceanicum</i> Vanh.	78.20- 112.00(1)	2.44 – 4.68	Евстигнеев и др., 1993
35	<i>P. ovatum</i>	3.610-3 (4)		Lynch, 1978
36	<i>P. pallidum</i> Ostf.	5.6 • 10 ⁻³ (4) (0.6-1.96) • 10 ⁸ (2) 43.40-72.70 (1) (14±2.8)•10 ⁸ (2)	0.11-0.14 0.93 – 2.03	Филимонов, Тюлькова, 1981; Тюлькова, Филимонов, 1982; Евстигнеев и др., 1993 Swift et al., 1995
37	<i>P. pedunculatum</i> Schat.	5.28-7.86 (1)	0.13-0.27	Евстигнеев и др., 1993
38	<i>P. pellucidum</i> (Bergh) Sc	(2.0±0.6)•10 ⁸ (2) 11.70-15.30 (1)	0.11-0.13	Esaias, 1972; Евстигнеев и др., 1993
39	<i>P. pentagonum</i> Gran.	(50±9)•10 ⁸ (2) 51•10 ⁸ (2) (80±50)•10 ⁸ (2) 37.40 – 84.00 (1)	0.37 – 0.68	Esaias, 1972; Esaias et al., 1973; Buskey et al., 1992; Евстигнеев и др., 1993
40	<i>P. sinaicum</i> Matz.	(2.0±0.9)•10 ⁸ (2) 1.32-2.02 (1)	0.11-0.21	Seliger, Biggley, 1982 Евстигнеев и др., 1993
41	<i>P. solidicome</i> Mang.	37.70 -104.00 (1)	0.75-1.76	Евстигнеев и др., 1993
42	<i>P. spiniferum</i> Schill.	45.40 – 75.60 (1)	0.44 – 0.54	Евстигнеев и др., 1993
43	<i>P. steinii</i> Jorg.	(14±3.0)•10 ⁸ (2) 47.50-221.00 (1)	0.41 – 3.96	Esaias, 1972 Евстигнеев и др., 1993
44	<i>P. trochoideum</i> (Stein) Lemm.	83.60-144.00 (1)	3.58-13.30	Евстигнеев, Битюков, 1990
45	<i>Pyrocystis lunula</i> Schutt.	31•10 ⁸ (2) 38.9•10 ⁸ (2) (18 – 73)•10 ⁸ (2) (40±11%)•10 ⁸ (2)	0.42	Biggley et al., 1969 Nealson et al., 1986 Schmitter et al., 1976 Seliger et al., 1969

1	2	3	4	5
46	<i>P. acuta</i>	(3,3-5,5)•10 ⁹ (2) 1,1•10 ⁹ (2)		Swift et al., 1973; Lynch, 1978
47	<i>P. fusiformis</i>	(18-87)•10 ⁹ (2) 1,2•10 ¹¹ (2)		Swift et al., 1973; Lynch, 1978
48	<i>P. noctiluca</i>	(37-110)•10 ⁹ (2) 1,8•10 ¹¹ (2)		Swift et al., 1973; Lynch, 1978
49	<i>Pyrodinium bahamense</i>	(2,8±15%)•10 ⁸ (2) 0,105•10 ⁹ (2) 5,9•10 ⁹ (2)		Seliger et al., 1969; Swift et al., 1973; Lynch, 1978
50	<i>Dissodinium lunula</i>	(5-13)•10 ⁹ (2)		Swift et al., 1973

Примечание:

* 1 – 10⁻⁵ мквт•см⁻²; 2 – фотон•клетка⁻¹; 3 – мкДж•см⁻²; 4 – 10⁻⁸Вт•кл⁻¹

Таблица 7. Список некоторых видов динофитовых водорослей, сгруппированных по средней интенсивности их биолюминесценции на расстоянии 1 см от фотокаода ФЭУ (в мквт•см⁻²).

Более 40,0•10 ⁻³	10 ⁻³ – 40•10 ⁻³	5,0•10 ⁻³ – 9,9•10 ⁻³	1,0•10 ⁻³ – 4,9•10 ⁻³	до 1,0•10 ⁻³
<i>Noctiluca scintillans</i>	<i>Ceratium fusus</i>	<i>Glenodinium lenticula</i>	<i>Ceratium candelabrum</i>	<i>Ceratium bigelowii</i>
<i>Pyrocystis lunula</i>	<i>Lingulodinium polyedrum</i> (<i>Gonyaulax polyedra</i>)	<i>Gonyaulax digitale</i>	<i>Protoperidinium obtusum</i>	<i>Protoperidinium claudicans</i>
<i>P. noctiluca</i>	<i>Protoperidinium conicum</i>	<i>G. spinifera</i>	<i>P. pallidum</i>	<i>P. diabolus</i>
	<i>P. crassipes</i>	<i>Protoperidinium brochii</i>	<i>P. pedunculatum</i>	
	<i>P. depressum</i>	<i>P. divergens</i>	<i>P. pellucidum</i>	
	<i>P. granii</i>	<i>P. globulus</i>	<i>P. pentagonum</i>	
	<i>P. oceanicum</i>	<i>P. leonis</i>	<i>P. spiniferum</i>	
	<i>P. punctulatum</i>	<i>P. solidicorne</i>	<i>P. trochoideum</i>	
	<i>Pyrocystis fusiformis</i>	<i>P. steinii</i>	<i>Pyrocystis elegans</i>	
		<i>P. subinermis</i>		

fuscus, *Noctiluca scintillans* и *Ceratium fuscus*, *C. inflatum* и некоторыми другими (табл. 6, 7). В целом можно утверждать о менее интенсивных световых сигналах у видов рода *Ceratium* и более ярких вспышках у беспанцирных динофитовых [Евстигнеев и др., 1993]. Различия обусловлены, преимущественно, размерами клеток, а именно площадью приповерхностного слоя цитоплазмы, несущего сцинциллоны – микроисточники светоизлучения у этой группы организмов [Eckert, Reynolds, 1967, Евстигнеев, Токарев, 1985].

Длительность светоизлучения динофлагеллят обычно не превышает 100 мс [Latz, Rohr, 2005].

Однако межвидовая длительность вспышки сильно различается. Так, длительность вспышки *Noctiluca scintillans* при механической стимуляции составляет приблизительно 80 мс, тогда как таковая у *Pyrocystis* может быть в 6 раз длиннее, до 500 мс [Widder, 2002]. Максимум интенсивности световой эмиссии также варьирует между видами от 10^7 фотонов до 10^{11} фотонов и существенно зависит от функционального состояния организма и предыдущей «истории его стимулирования», приводящей к истощению реагентов биолуминесцентной реакции [Latz, Rohr, 2005].

Общая продолжительность вспышек (на уровне 0,1 амплитуды) в ответ на химическую стимуляцию варьировала от 0,055 (*Protoperidinium depressum*) до 2,5 с (*Ceratium fuscus*). У отдельных экземпляров, однако, максимальная длительность свечения достигала 10 с (*Ceratium macroceros*) и даже 13,3 с (*Protoperidinium trochoideum*) (табл. 7). На уровне 0,1 амплитуды вспышек время сигнала составляло 80-98% от его длительности на базовой линии, на уровне 0,5 амплитуды – до 30%, на уровне 0,9 амплитуды у большинства видов свечение длилось десятки миллисекунд (от 10 до 80), т.е. 1-10%.

Таким образом, на основании оригинальных и литературных данных выявлено 111 видов светящихся динофитовых водорослей 14 родов, из которых 31 вид выявлен авторами в течение проводимых на протяжении многих лет экспериментальных исследований в Институте биологии южных морей имени А.О. Ковалевского в различных регионах Мирового океана, прежде всего его тропической зоны.

Разумеется, о сколько-нибудь завершённом списке светящегося фитопланктона говорить не приходится и, с учётом всех выше высказанных ограничений, у авторов нет никаких сомнений в том, что уже в ближайшее время он существенно расширится за счёт новых видов динофлагеллят, более тщательно отработанных методик их высвечивания и, конечно, использования более современных аппаратных комплексов.

Последнее особенно важно для изучения целого ряда важнейших оптических параметров светоизлучения планктонтов, непосредственно определяющих выявление экологической нагрузки биолуминесценции протистов: индикатрису рассеяния светоизлучения, его поляризацию и т.д. Учитывая стремительно развивающуюся технику регистрации слабых и сверхслабых световых потоков, можно констатировать, что мы на пороге новых открытий и достижений в изучении светоизлучения фитопланктонных организмов [Valiadi, Iglesias-Rodriguez, 2013].

2.1.3. Микрозоопланктон

Со времени первых публикаций по видовому составу и численности группы планктонных животных, объединённых этим понятием, прошло около 50 лет [Beers, Stewart, 1967, 1971]. Труд отечественных исследователей микрозоопланктона [Заика и др., 1976] подвёл итог первых 10 лет его исследований. В монографии приведены материалы ряда экспедиций НИС «Академик Ковалевский», «Михаил Ломоносов» и «Витязь» в различные регионы Мирового океана, а также исследований неритической зоны Крыма, в которых были охарактеризованы биомасса и численность основных групп микрозоопланктона, их вертикальное распределение. Несомненно, важным достижением коллектива авторов монографии явилась попытка формализации самого понятия «микрозоопланктон», к каковому они отнесли фракцию мелких планктонных животных, верхняя размерная граница которой не превышает 0,5 мм. Между тем, по мнению большинства наших зарубежных коллег, доминирующему в мировой литературе, под микрозоопланктоном понимаются гетеротрофные и миксотрофные организмы, линейные размеры которых находятся в диапазоне от 20 до 200 мкм [Beers, Stewart, 1967, 1971; Capriulo, 1990; Calbet, 2008; Paterson et al., 2007, 2008]. Более того, сравнительно недавно к микрозоопланктону предложено относить также нанопланктонные консумеры с размером 2-20 мкм [Caron, Hutchins, 2012].

Будучи функционально и таксономически достаточно разнородной, эта фракция планктонных животных, тем не менее, позволяет выделить следующие группы [Заика и др., 1976; Calbet, 2008]:

1. Инфузории.
2. Гетеротрофные динофлагелляты.
3. Тинтиниды.
4. Радиолярии.
5. Фораминиферы.
6. Коловратки.
7. Науплийные стадии копепод.
8. Ранние копеподитные стадии копепод.
9. Личинки моллюсков, полихет, иглокожих.
10. Аппендикулярии.
11. Яйца планктонтов.

Именно гетеротрофные динофлагелляты и инфузории доминируют в микрозоопланктоне [Froneman, Perissinotto, 1996; Verity et al., 1996; Quevedo, Anadon, 1999; Paterson et al., 2007]. При этом во всех типах вод доля гетеротрофных флагеллят составляет до 64% от общей биомассы микрозоопланктона [Paterson et al., 2007]. Среди фаготрофных организмов есть и миксотрофные формы. В данном случае подразумевается способность инфузорий и динофлагеллят фотосинтезировать [Burkholder et al., 2008; Jeong et al., 2010]. Принципиальное отличие, однако, миксотрофных форм микро-

зоопланктона от миксотрофного фитопланктона состоит в том, что, не имея собственной пигментной системы, он приобретает ее в процессе питания микроводорослями и фотосинтезирующими бактериями. В частности, цилиата *Mesodinium rubrum* приобретает пластиды и митохондрии из криптофитовых водорослей, которыми она питается [Moeller et al., 2011].

Полученные материалы внесли существенные поправки в известные схемы трофической структуры планктонных сообществ. Сбор данных по микрозоопланктону стал обязательным в программах гидробиологических съёмок ИнБЮМ, а впоследствии и ИМБИ РАН. Были собраны и опубликованы материалы по численности и биомассе основных групп микрозоопланктона, его пространственно-временная изменчивость [Павловская, 1976; Островская, Морякова, 1988; Островская и др., 1993]. Показано, что микрозоопланктон в Черном море сосредоточен в зоне фотосинтеза при максимуме численности и биомассы, как правило, глубже 10 м. Все группы организмов микрозоопланктона достигали максимальных значений численности и биомассы на одной и той же глубине. Наиболее высокие значения биомассы микрозоопланктона были зарегистрированы в прибрежных водах.

Работы, выполненные в западных и восточных районах открытой части Черного моря нашими коллегами из Института океанологии им. Ширшова РАН, показали, что весной 1984 г. в центре моря преобладали инфузории, а у берегов – гетеротрофные флагелляты [Туманцева, 1987]. По оценкам автора, общая биомасса инфузорий и гетеротрофных флагеллят в период наблюдений составляла в среднем по исследованным регионам 40 % суммарного микрозоопланктона. Исследования сезонной динамики инфузорий в бухте в районе г. Геленджика выявили, что наибольшее их количество отмечено осенью, а минимальное – зимой. Пики развития этих организмов наблюдались вслед за пиками развития фитопланктона, который, как отмечает автор работы, служит им пищей [Мамаева, 1983].

В начале нынешнего столетия исследования численности и биомассы отдельных компонентов микрозоопланктона, а также его таксономической структуры, выполняли наши коллеги в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя и у Новороссийска [Гаврилова, 2005; Лопухина и др., 2006; Поликарпов и др., 2003]. Изучение сезонной динамики микрогетеротрофного планктона в прибрежных водах показало, что пики его развития наблюдаются, как правило, позже (на 1-2 месяца) фитопланктонных «цветений» [Лопухина и др., 2006].

Постоянные находки новых видов организмов, включая микрозоопланктон, свидетельствуют, что экосистема Черного моря претерпевает значительные изменения в последние два десятилетия. Так, начиная с 2001 г., список представленных в планктоне Черного моря тинтиннид пополнился ещё 8 видами [Гаврилова, 2005].

К сожалению, если по составу и распределению основных групп микрозоопланктона проведенные исследования позволили сделать достаточно обстоятельные выводы, то с изучением биохимических и эколого-физиологических процессов в данной фракции животного мира пелагиали дело обстоит

намного хуже [Заика и др., 1976]. Этот вывод тем более можно отнести к каталогизации биолюминесцентных микроорганизмов и оценке экологической нагрузки их свечения. Отрывочные сведения приводятся в ряде публикаций лишь по организмам отдельных групп микрозоопланктона [Latz et al., 1987, Swift et al., 1985; Poupin et al., 1999]. Ряд соответствующих материалов приведен также в специальных подразделах настоящей монографии, касающихся, в частности, онтогенетической специфичности параметров светового излучения различных классов, семейств, родов и видов планктонных организмов. Именно в силу данного обстоятельства мы решили не останавливаться специально на характеристиках свечения данной фракции планктонного сообщества, отнеся их в последующий раздел монографии.

2.2. Мезо- и макропланктон

Существование биолюминесцентного поля в морских водах связано с присутствием множества организмов, относящихся к планктону, способных при возбуждении генерировать световую энергию в видимом диапазоне волн. Экологические и физиологические основы продуцирования света в океане, ревизия биолюминесцентных организмов Мирового океана являются необходимым элементом познания функционирования морских биоценозов [Виноградов и др., 1971; Виноградов, 1990].

Ещё до начала регулярных исследований биолюминесценции *in situ* доминировало мнение, что основным продуцентом поля биолюминесценции фотического слоя являются динофлагелляты [Batchelder et al., 1990; Harvey, 1952]. Начавшиеся с 1955 года инструментальные измерения этого биофизического поля в начале лишь развивали и дополняли эту точку зрения [Битюков и др., 1967; Гительзон и др., 1992; Clarke, Buskus, 1956; Clarke, Wertheim, 1956; Boden, Kampa 1957; Taylor et al., 1966; Kelly, 1968 a,b], тем более, что была показана глобальная сопряжённость полей биолюминесценции и флуоресценции хлорофилла [Piontkovski et al., 2006].

Р.В. Tett [1971] провел детальные исследования вклада динофлагеллят в спонтанную и стимулируемую биолюминесценцию поверхностных проб морской воды и показал, что именно эти организмы в точке измерения ответственны за свечение. Незначительные расхождения между низкой численностью светящихся динофлагеллят в некоторых пробах и зарегистрированным высоким уровнем биолюминесценции он объяснил, ссылаясь на работу М.Г. Kelly [1968 b], присутствием в пробах не идентифицированных светящихся микрофлагеллят. Фундаментальный труд Р.В. Tett и М.Г. Kelly [1973] окончательно сформировал картину преобладающего вклада динофлагеллят в ПБ фотического слоя, после чего П.В. Евстигнеев с соавторами [1993] систематизировали все литературные и собственные данные по качественному составу и специфике светового излучения планктонных водорослей.

Между тем, исследователи накапливали информацию о том, что пространственно-временные характеристики ПБ могут в значительной мере определяться и другими планктонными фракциями, в частности, ракообраз-

ными [Токарев и др., 1997; Токарев, 2006; Hardy, Kay, 1964; Herring, 1981, 1985, 1993], оболочниками [Гительзон и др., 1992], бактериями [Гордиенко и др., 1980; Orzech, Nealson, 1984; Lapota et al., 1988] и т.д. Например, используя различия в интенсивности световой эмиссии зоо- и фитопланктонных организмов, удалось показать, что зоопланктон ответственен не более чем за 34% БП в калифорнийском заливе Монтерей [Moline et al., 2007, 2009]. Близкие к этому результаты были получены ранее в Саргассовом море и Гольфстриме, где 64% БП формировалось крупной динофлагеллятой *Pyrocystis pseudonociluca*, тогда как на долю зоопланктонных биолуминесцентных приходилось не более 36% БП [Batchelder, Swift, 1989]. Вместе с тем, в южной части Саргассового моря было зафиксировано, что именно зоопланктон оказывается главным источником пелагической биолуминесценции [Swift et al., 1989]. Вероятно, это объясняется характерными для этого региона годовыми циклами численности и видового состава зоопланктона [Deevay, 1971].

Выяснилось, что вклад отдельных компонентов планктонного сообщества в биолуминесцентный потенциал фотического слоя зависит от района исследований [Утюшев и др., 1982, 1984; Buskey, Swift, 1990], сезона [Batchelder et al., 1990; Lapota et al., 1989, 1990], времени суток [Токарев, 2006; Утюшев и др., 1984; Greenblat et al., 1984; Utyushev et al., 1999] и т.д. Именно в силу этих обстоятельств свечение поверхностного слоя в различных районах океана изменяется от «молочного» и «разлитого» до «искрящегося» и «вспышкового» [Тарасов, 1956; Битюков, 1971 б, 1973, 1982; Lapota et al., 1988].

Ю.А. Рудяков и Н.М. Воронина [1967] показали высокую положительную корреляцию (0.830) между биолуминесцентным потенциалом и концентрацией светящихся ракообразных в Красном море и Аденском заливе. Токаревым и Л.А. Радченко [1985] получены близкие значения корреляции (0.803) между биолуминесценцией тотальных проб планктона и биомассой зоопланктона в Индийском океане. Проведенные позже исследования ПБ в Арктическом и Антарктическом регионах в летний сезон (при фотоингибировании свечения фитопланктонной компоненты) привели к однозначному выводу о преобладающем вкладе в биолуминесцентный потенциал исследованных районов светящегося зоопланктона [Рудяков, 1968; Черепанов и др., 1989; Widder et al., 1992; Buskey, 1992; Lapota et al., 1989]. В зимний сезон в Норвежском море также зарегистрирован существенный вклад (до 40%) зоопланктонтов в создание биолуминесцентного потенциала этого региона [Lapota et al., 1989]. Подобные результаты получены для Саргассова моря [Swift et al., 1983] и района Гавайских островов [Рудяков, Цейтлин, 1989].

Учитывая ключевую роль зоопланктона в формировании общей продукции Мирового океана [Banse, 1995], знание систематического состава его биолуминесцентной составляющей, в особенности, копепод – основы кормовой базы планктоноядных рыб, приобретает особый интерес. Веслоногие ракообразные (*Copepoda*, *Crustacea*) среди *Metazoa* относятся к наиболее массовым по обилию и числу видов биолуминесцентных в своем составе [Евстигнеев, Битюков, 1990]. До настоящего времени не определено число их

видов, способных к эмиссии света, не определена реакция их биолюминесцентных систем на воздействие факторов среды различного происхождения. До сегодняшних дней не ясно этологическое значение этого феномена, постоянно передаваемого от поколения к поколению.

Представленные ниже результаты исследования светящихся веслоногих раков из различных районов Мирового океана касаются вопросов их каталогизации, специфичности световых вспышек, исследования реакции светоизлучательных систем на различные внешние стимулы. Анализ всего перечисленного и явился целью настоящей работы.

Для проведения комплекса работ, направленных на изучение различных аспектов светоизлучения веслоногих раков, использовали методики и аппаратные комплексы, описанные в предыдущих разделах монографии. Для каталогизации светящихся копепод применяли химическую стимуляцию животных. При постановке физиологических экспериментов использовали электрическое раздражение, позволяющее дозировать подаваемые стимулы по силе воздействия и длительности. Обработку импульсов и их статистический анализ проводили по ранее приведенной в настоящей монографии схеме.

Способность генерировать световые импульсы исследована в Средиземном море и тропической зоне Атлантического океана у 65 видов копепод (29 родов). Из этого числа 14 видов (7 родов) ответили световым сигналом на стимуляцию (22% от общего числа видов и 24% от числа родов). Число индивидуумов, ответивших на раздражение, составило 258 при числе испытанных – 814 экз., т.е. 32%. Правомочность отнесения того или иного вида к биолюминесцентам неоднозначна. Например, у заведомо светящегося вида *Lucicutia flavicornis* из 173 испытанных организмов 31 (18%) не ответили светоизлучением на раздражение. Достаточно неопределенный, но довольно часто используемый термин «неудовлетворительное физиологическое состояние» вряд ли здесь применим для объяснения отсутствия свечения у заведомо светящихся видов. Методика нашей работы со свежевзятым материалом предусматривала (после проводки через 2-3 сосуда с фильтрованной водой) отбор лишь активно плавающих организмов. Во время переноса организмов из сосуда в сосуд свечение никогда не фиксировалось. Часовая экспозиция после этого давала возможность полного восстановления субстрата после его возможного исчерпания при взятии пробы [Евстигнеев, Битюков, 1990].

На наш взгляд, приведенный материал можно трактовать следующим образом. У перидиниевых водорослей известны формы одного вида (вариететы), различающиеся по отношению к биолюминесценции. В частности световые и темновые формы известны для *Noctiluca scintillans* [Chang, 1960; Sweeney et al., 1966; Sweeney, 1971]. В отличие от системы «микроисточников», ответственных за светоизлучение у динофлагеллят, число которых существенно зависит от состояния и размеров клеток водорослей [De Sa, Hastings, 1968; Eckert, Reynolds, 1967; Eckert et al., 1965], у копепод имеет место система специализированных органов свечения – биолюминесцент-

ных желез, число и топография которых являются постоянными внутри вида [Евстигнеев, 1982; Евстигнеев, Битюков, 1990; Евстигнеев, 1992 б; Крылов, 1969; Herring, 1989].

На основе предложенного подхода можно выделить 6 светящихся (без *Pleuromamma*) и 8 условно светящихся видов из числа исследованных. Некоторые из отмеченных нами видов в качестве условных или несветящихся отмечаются как люминесцирующие в других акваториях, например родов *Acrocalanus*, *Centropages*, *Macrosetella* и *Oithona* [Рудяков, Воронина, 1967], виды *Oithona similis*, *O. atlantica*, *Oncaea borealis*, *Temora longicornis* [Черепанов и др., 1989]. Н.И.Тарасов [1956] упоминает в подобном аспекте также виды родов *Centropages*, *Oncaea*, *Pontella*, *Chiridius*, *Euchaeta*, *Corycaeus*. С.А. Крылов [1969] для *Oithona similis* и *Centropages* приводит даже распределение люминесцентных органов. В ряде экспериментов, выполненных в Атлантическом океане в 17 рейсе НИС «Михаил Ломоносов», самка *Calanus minor* генерировала световой сигнал до $9.2 \cdot 10^{-4}$ мкВт. В 28 рейсе этого же судна нами также отмечены 4 экз. высвеченных *C. minor*.

И наоборот – виды, известные в качестве конститутивных биолюминесценто, в ряде случаев не отвечают вспышкой на раздражение. Ф.И. Тсуи с соавторами пишут по этому поводу: «В самом деле, некоторые организмы, в равной степени обладающие световыми органами, являются несветящимися» [Tsuji et al., 1970]. Случаи таких спорадических признаков экспрессии биолюминесценции можно найти и в других группах морских организмов. Биолюминесценция может быть индуцирована у исходных нелюминесцирующих организмов (*Porychthys*, *Pisces*) поеданием светящихся *Cypridina* (*Osstracoda*) [Tsuji et al., 1970]. Потеря или приобретение способности к биолюминесценции известна для бактерий [Гительзон и др., 1984; Boden, Kampa, 1964]. Об этом свидетельствует и К. Циннер [Zinner, 1985], отмечающий, что в зависимости от географических, климатических и иных условий нельзя гарантировать, что одни и те же виды равно биолюминесцируют. В частности, как отмечал А.Н. Колесников [1967], в водах архипелага Туамоту после испытаний ядерного оружия на атолле Муророу перестал светиться заведомый биолюминесцент копепода *P. gracilis*.

Практически единственными причинами таких отклонений в случае близких к идентичным условий эксперимента могут быть следующие:

а) случайное внесение в кювету с тестируемым организмом иных, существенно более мелких светящихся организмов (динофитовых водорослей, яиц ктенофор и т.д.). Однако как визуальные наблюдения, так и регистрация фототока свидетельствуют о существенно более высоких величинах энергетических параметров, чем это характерно, например, для динофитовых водорослей;

б) внутривидовая изменчивость морфофизиологических характеристик. Остановимся на этом подробнее.

Морфологическая гетерогенность планктонных организмов, в частности копепод (наиболее массовой группы биолюминесценто, относящихся к *Metazoa*), как возможная основа физиологической, отмечалась неодно-

кратно. М.С. Кун [1975] пишет, что у *M. pacifica* часто наблюдаются переходные систематические признаки, особенно у особей, пойманных в разных по гидрологическому режиму районах. Аналогичное явление отмечено для *Calanus cristatus* [Nemoto, 1963]. А.Штеер [Steuer, 1933] установил, что у *Pleuromamma gracilis* можно различать по размерам и некоторым структурным особенностям до трех рас. В.С. Шувалов [1972, 1980] отметил, что *Oithona similis* представлена как минимум двумя, если не отдельными видами, то, подвидами или внутривидовыми формами с различными требованиями к окружающим условиям – бореальная (мелкая) и арктическая (крупная). Полиморфизм копепод рода *Oncaea* отмечал С.Дж. Мэлт [Malt, 1983]. А.В.Ковалев [1969, 1991] установил, что по ряду пластических признаков самцы *Paracalanus parvus* достоверно различаются, причем особи каждой размерной группы приурочены к разным слоям, а у *Acartia clausi* сильно выражена сезонная изменчивость (даже в большей степени, чем из разных морей). Следует отметить, что мало известно о сезонности биолюминесценции планктона, на существование которой указывают некоторые литературные источники [Deheyn et al., 2000].

Работы последних лет подтвердили, что ответственный за эмиссию фотонов у ряда таксонов белок целентеразин (люциферин) найден и у не светящихся или условно светящихся видов планктона [Thompson et al., 1995 a, b]. Структурная основа биолюминесценции у многих видов – система интегументальных желез, имеется у большинства планктонных организмов [Mauchline, 1977, 1987]. Расположение их квазистационарно для вида, однако у всех трех модификаций пор (обыкновенные, кольцевидные и щелевидные) могут быть вариации.

Видимо, нельзя не учитывать возможность возникновения способности к синтезу компонентов световой реакции и светоизлучению как следствие дифференциальной экспрессии генома при существовании популяции в относительно специфических или экстремальных условиях.

Трудно утверждать, имеет ли эта закономерность генотипическую либо фенотипическую изменчивость. Известно, что существуют гены, которые не проявляются фенотипически на определенном генотипическом фоне или в тех случаях, когда их носитель обитает в определенных условиях, хотя в других случаях они доминантны [Майр, 1974].

Появление светящихся особей может быть также следствием мутагенеза (сальтаций) [Рэфф, Кофман, 1986]. Известно, например, что изменение одиночного гена, приводящее к изменению одного гуморального фактора, может иметь резко выраженные морфологические последствия. Так, Э. Майр [1974] пишет, что географической изменчивости подвержены все эпидермальные структуры, в частности, копепод. А именно эпидермальные железы ответственны за светоизлучение у беспозвоночных. Видимо существуют генные ансамбли, проявляемые в фенотипе и контролируемые естественным отбором лишь в определенных условиях.

Отметим, что морфологические критерии вида господствовали в таксономии, основывавшейся на типологической концепции в XIX и в начале XX

в., но сейчас они становятся менее популярными. Заключение, что морфологические отличия являются основными критериями видового ранга, видимо, ошибочно, хотя в основе его лежит верное наблюдение, а именно что между репродуктивной изоляцией и морфологическим различием часто существует взаимосвязь [Майр, 1974].

Тем не менее, приложение чисто морфологической концепции вида к видам с половым размножением приводит к сложно преодолимым трудностям вследствие:

1 – наличия явных морфологических различий между особями и популяциями, относящимися к одному виду (внутривидовая изменчивость);

2 – фактического отсутствия морфологических различий между некоторыми симпатрическими популяциями (видами-двойниками), которые в остальном имеют все признаки реальных видов (различаются генетически и репродуктивно изолированы).

Возвращаясь к проблемам биолуминесценции, следует отметить, что изучение световых вспышек, производимых североамериканскими светляками, заставило Г.С. Барбера [Barber, 1951] выделить 18 видов рода *Photuris* вместо трех, выделявшихся ранее. Помимо различий по частоте, характеру и цвету своих вспышек они различались и по сезону размножения, местобитанию. Подобная же видоспецифичность вспышек была описана для рода *Photinus* [Lloyd, 1966].

Известно, что в основе изменчивости как всеобщего явления живой природы лежит конвариантная редупликация. Именно в процессе матричного копирования ДНК и РНК происходят ошибки последовательности расположения нуклеотидов, связанные с заменой одного нуклеотида другим или сдвигом рамок считывания. При этом наследуется не сам признак, а норма реакции развивающейся особи на действие внешней среды. Во всех подобных случаях возможные пределы изменения не случайны, а определяются генотипом, его индивидуальной наследственной программой развития – нормой реакции [Яблоков, 1987]. Вся наблюдаемая изменчивость какого-либо признака или свойства в пределах нормы реакции называется фенотипической. В ее составе могут быть выделены две доли: генотипическая или наследственная, и паратипическая, вызванная внешними условиями.

Практически нет двух популяций, имеющих одинаковые частоты встречаемости и спектры мутантных признаков [Яблоков, Юсуфов, 2006]. По изучению генетического состава природных популяций проведено много работ на разных группах растений (львиный зев, фиалка, пикульник), беспозвоночных (дрозофилы, непарный шелкопряд, божьи коровки и др.) и позвоночных (мышевидные хомячки, домовые мыши, крысы, полевки и др.). Во всех случаях популяции отличались друг от друга лишь встречаемостью генных, хромосомных или геномных мутаций.

Известно, что существование двух или более генетически различных форм в популяции в состоянии длительного равновесия в таких соотношениях, что частоту даже наиболее редкой формы нельзя объяснить только повторными мутациями, называется полиморфизмом. По механизму возник-

новения и поддержания он делится на две большие группы: гетерозиготный полиморфизм и адаптационный полиморфизм.

Примером генетического полиморфизма могут быть результаты экспериментов на *Drosophila melanogaster*. Генетический анализ, проведенный после ряда поколений свидетельствовал о преобладании (выживании) гетерозиготных форм. Гомозиготы по мутации *ebony* (потемнение тела) и гомозиготы без мутации оказывались менее жизнеспособны. При расщеплении же гетерозигот (правило Харди-Вайнберга) в потомстве в каждом поколении появились гомозиготные мутантные особи, гомозиготные не несущие мутацию и, наконец, гетерозиготные, несущие мутацию *ebony* в скрытом состоянии. Из этих трех возможных вариантов выживали по преимуществу гетерозиготы. Преобладание гетерозигот в популяциях копепод подтверждается, в частности, исследованиями М.В. Флинта с соавторами [1990], показавших значительную гетерогенность как характерное свойство популяций планктонных копепод.

При естественном отборе возникает и вторая форма полиморфизма – адаптационный полиморфизм. В этом случае две или несколько генетически различных форм внутри популяции подвергаются отбору в разных экологических условиях. Это указывает на возможность очень существенных межпопуляционных отличий, основанных на фенотипических механизмах. Пример с окраской божьих коровок берлинской популяции убедительно доказывает преобладание определенных тонов и рисунков в зависимости от сезона [Тимофеев-Ресовский и др., 1969]. У беспозвоночных организмов условия среды могут явиться непосредственной причиной кардинальных изменений в морфологии и физиологии. Так, простое изменение концентрации солей вызывает глубокую перестройку внутриклеточной организации у *Naegleria gruberi* (*Bistdiidae*). Эти амeboидные простейшие в присутствии воды удлиняются и у них появляется жгутик [Willmer, 1958].

Для комбинации наследуемых признаков, одновременно проявленных в фенотипе и контролируемых естественным отбором, А.С. Серебровским [1973] был предложен образный термин «фенотипическое окно». Исследования В.В. Хлебовича и Ю.А. Лабаса [1976] демонстрируют, что у организмов, в том числе и планктонных, существуют «дремлющие гены», проявляющиеся исключительно в экстремальных условиях или у конститутивных мутантов. Они превращаются по сути дела в депо неопределенной изменчивости, не контролируемое естественным отбором. Дерепрессия длительное время бездействующих «дремлющих» генов наблюдается лишь в исключительных случаях: при адаптационном стрессе, вызываемом экстремальными воздействиями среды, или разного рода демаскирующих мутациях [Цукеркандль, Полинг, 1964].

Полиморфизм не позволяет относить к нему некоторые типы изменчивости. В данном случае исключается чисто фенотипическая изменчивость (как не наследственная), географическая (которой не существует в одной популяции), полигенная (при которой не происходит расщепления на резко различающиеся классы) и, наконец, генетическая изменчивость, обуслов-

ленная новыми или повторными мутациями [Грант, 1980]. Поскольку на реализацию каждого признака в онтогенезе влияют многие гены (любой ген оказывает влияние не на один, а на многие признаки), в природных популяциях на частоты фенотипов оказывают влияние как абиотическая, так и все типы биотической среды (биогеоценотическая, популяционная, генотипическая и внутренняя (онтогенетическая) [Тимофеев-Ресовский и др., 1969]. Такие гены могут сохраняться в скрытом состоянии на протяжении больших отрезков времени, соизмеримых с длительностью геологических периодов [Цукеркандль, Полинг, 1964]. Чрезвычайная пространственная и временная изменчивость условий среды, в том числе и трофических условий, синоптических явлений и т.д. оказывается связанным с дерепрессией неактивных ранее локусов ДНК. Градуальное воздействие фактора, например при ступенчатой акклимации, будет означать градуальное включение новых генных локусов [Хлебович, 1974], вызывая появление или отсутствие способности к биолюминесценции у данного вида. Именно подобная идея озвучена нами при оценке способности видов к экспрессии биолюминесценции [Евстигнеев и др., 2009].

С учётом всего вышесказанного становится ясной позиция авторов, взявших на себя, с одной стороны, достаточно самонадеянную попытку составить наиболее полный список основных планктонных биолюминесцентров Мирового океана, а с другой – понимающих ряд накладываемых на это предприятие ограничений. Тем не менее, в приводимой таблице 8 списка светящихся видов зоопланктона Мирового океана мы рискнули завершить данное предприятие, заранее понимая его неполноту уже на момент составления. Ещё большие замечания может вызвать таблица 9, в которой приводятся некоторые биофизические параметры светоизлучения ряда планктонных биолюминесцентров на расстоянии 1 см от фотокатода ФЭУ, поскольку налицо разница в методах и единицах измерения, различный уровень аппаратных комплексов, качество экспериментального материала и т.д. Но, в любом случае, без подобных оценок и сравнений не обойтись хотя бы из соображений упрощения подобного анализа иными авторами в дальнейшем, в том числе с целью критического восприятия наших представлений.

Таблица 8. Список светящихся видов зоопланктона Мирового океана.

№ п/п	Систематическая единица	Источник
1	2	3
Phylum Radiozoa		
1	<i>Acrosphaera murrayana</i>	Latz et al., 1987
2	<i>Aulocantha scolymantha</i>	Оригинальные
3	<i>Aulosphaera spp.</i>	Nicol, 1960
4	<i>Collosphaera huxleyi</i>	Harvey, 1952
5	<i>Collozoum spp.</i>	Оригинальные
6	<i>Collozoum inerme</i>	Harvey, 1952
7	<i>Cytocladus major</i>	Nicol, 1958 b
8	<i>Myxosphaera caerulca</i>	Latz et al., 1987

1	2	3
9	<i>Rhaphidozoum acuferum</i>	Latz et al., 1987
10	<i>Siphonosphaera tenera</i>	Latz et al., 1987
11	<i>Sphaerouzoum punctatum</i>	Harvey, 1952
12	<i>Sphaerouzoum neapolitanum</i>	Harvey, 1952
13	<i>Tuscaridium cygneum</i>	Widder et al., 1989; Haddock, Case, 1999
14	<i>Thalassicola nucleata</i>	Harvey, 1926 b, 1952 ; Latz et al., 1987
Phylum Cnidaria Class Hydrozoa		
15	<i>Aegina citrea</i>	Latz et al., 1987; Widder et al., 1989
16	<i>Aeginura grimaldii</i>	Nicol, 1958 b
17	<i>Aeguorea sp.</i>	Harvey, 1952; Shimomura, Johnson, 1975
18	<i>Aeguorea forskalea</i>	Nicol, 1958 b;
19	<i>Aeguorea macrodactyla</i>	Clark et al., 1962; Liu et al., 2004
20	<i>Aeguorea parva</i>	Liu et al., 2004
21	<i>Aeguorea victoria</i>	Jones et al., 1999
22	<i>Aeguorea vitrina</i>	Russell, 1953
23	<i>Bythotiarra depressa</i>	Haddock, Case, 1999
24	<i>Bougainvillia carolinensis</i>	Latz et al., 1987
25	<i>Colobonema sericeum</i>	Nicol, 1958; Widder et al., 1989
26	<i>Cosmetria pilosella</i>	Brussell, Gosse, 1953
27	<i>Crosota alba</i>	Nicol, 1958;
28	<i>Cunina globosa</i>	Widder et al., 1989; Haddock, Case, 1999
29	<i>Cunina moneta</i>	Harvey, 1952
30	<i>Euphysora valdiviae</i>	Haddock, Case, 1999
31	<i>Euthonia indicans</i> Syn.: <i>Tiarops indicans</i>	Kramp, 1961
32	<i>Halicreas minimum</i>	Haddock, Case, 1999
33	<i>Halicreidae indet.</i>	Haddock, Case, 1999
34	<i>Haliscera conica</i>	Haddock, Case, 1999
35	<i>Halitrephes maasi</i>	Haddock, Case, 1999
36	<i>Halitrephes valdiviae</i>	Haddock, Case, 1999
37	<i>Halopsis ocellata</i>	Haddock, Case, 1999
38	<i>Leuckartiara octona</i>	Russell, 1953
39	<i>Liriope tetraphylla</i>	Оригинальные
40	<i>Lizzia sp.</i>	Poupin et al., 1999
41	<i>Mitrocoma cellularia</i>	Harvey, 1952; Haddock, Case, 1999
42	<i>Mitrocomella polydiademata</i>	Russell, 1953
43	<i>Mitrocomella spp.</i>	Haddock, Case, 1999
44	<i>Obelia lucifera</i>	Campbell, Herring, 1990
45	<i>Obelia sp.</i>	Haddock, Case, 1999

1	2	3
46	<i>Octophialucium funerarium</i> Syn.: <i>Octocanna fineraria</i>	Nicol, 1958 b; Haddock, Case, 1999
47	<i>Octophialucium buneraria</i>	Nicol, 1958
48	<i>Pandea conica</i>	Latz et al., 1988
49	<i>Pegantha clara</i> Syn.: <i>Pegantha smaragdina</i>	Latz et al., 1988
50	<i>Pegantha laevis</i>	Haddock, Case, 1999
51	<i>Pegantha triloba</i>	Оригинальные
52	<i>Clytia gregaria</i>	Harvey, 1952; Widder et al., 1989
53	<i>Clytia hemisphaerica</i>	Haddock, Case, 1999
54	<i>Rhizophysa sp.</i>	Herring, 1987
55	<i>Solmaris leucostyla</i>	Widder, 1991
56	<i>Solmissus albescens</i>	Haddock, Case, 1999
57	<i>Solmissus incisa</i>	Haddock, Case, 1999
58	<i>Solmissus marshalli</i>	Haddock, Case, 1999
59	<i>Solmundella bitentacilata</i>	Haddock, Case, 1999
60	<i>Tima bairdii</i>	Poupin et al., 1999
61	<i>Tima saghalinensis</i>	Poupin et al., 1999
Phylum Cnidaria Class Hydrozoa		
62	<i>Atolla parva</i>	Nicol, 1958 b; Widder et al., 1983
63	<i>Atolla vanhoeffeni</i>	Haddock, Case, 1999
64	<i>Atolla wyvillei</i>	Nicol, 1958 b; Herring, Widder, 2004
65	<i>Chrysaora hysoscella</i>	Latz et al., 1988
66	<i>Coronate sp.</i>	Haddock, Case, 1999
67	<i>Geryonia proboscidalis</i>	Оригинальные
68	<i>Nausithoe atlantica</i>	Haddock, Case, 1999
69	<i>Nausithoe globifera</i>	Haddock, Case, 1999
70	<i>Paraphyllina ransoni</i>	Haddock, Case, 1999
71	<i>Pelagia noctiluca</i>	Harvey, 1952; Herring, 1990
72	<i>Periphylla periphylla</i>	Nicol, 1958 b, Clark et al., 1962
73	<i>Periphyllopsis braueri</i>	Haddock, Case, 1999
74	<i>Phacellophora camtschatica</i>	Haddock, Case, 1999
75	<i>Poralia rufescens</i>	Haddock, Case, 1999
76	<i>Stomotoca atra</i>	Harvey, 1952
Phylum Cnidaria Class Hydrozoa Order Siphonophorae		
77	<i>Abyla pentagona</i>	Harvey, 1952
78	<i>Abylopsis tetragona</i>	Оригинальные; Lapota et al., 1988
79	<i>Abylopsis eschscholtzii</i>	Оригинальные; Lapota et al., 1988

1	2	3
80	<i>Agalma okenii</i>	Оригинальные; Latz et al., 1988
81	<i>Agalmopsis elegans</i>	Harvey, 1952
82	<i>Amphicaryon acaule</i>	Latz et al., 1988
83	<i>Amphicaryon ernesti</i>	Latz et al., 1988
84	<i>Apolemia sp.</i>	Widder et al., 1999; Haddock, Case, 1999
85	<i>Bargmannia sp.</i>	Haddock, Case, 1999
86	<i>Bassia bassensis</i>	Оригинальные
87	<i>Chelophyes appendiculata</i>	Оригинальные
88	<i>Chelophyes contorta</i>	Оригинальные; Lapota et al., 1988
89	<i>Chuniphyes multidentata</i>	Haddock, Case, 1999
90	<i>Clausophyes ovata</i>	Kirkpatrick, Pugh, 1984
91	<i>Craseoa lathetica</i>	Haddock, Case, 1999
92	<i>Diphyes bojani</i>	Оригинальные
93	<i>Diphyes dispar</i>	Оригинальные; Lapota et al., 1988
94	<i>Diphyes sp.</i>	Harvey, 1952
95	<i>Enneagonum hyalinum</i>	Оригинальные
96	<i>Erenna sp.</i>	Haddock, Case, 1999
97	<i>Eudoxoides mitra</i>	Оригинальные
98	<i>Forscalia sp.</i>	Herring, 1987
99	<i>Frillagalma vityazi</i>	Haddock, Case, 1999
100	<i>Stephanomia amphitridis</i>	Haddock, Case, 1999
101	<i>Halistemma sp.</i>	Haddock, Case, 1999
102	<i>Hippopodius hippopus</i>	Nicol, 1958; Kirkpatrick, Pugh, 1984
103	<i>Hippopodius gleba</i>	Harvey, 1952
104	<i>Lensia conoidea</i>	Оригинальные
105	<i>Lensia multicristata</i>	Оригинальные
106	<i>Lensia subtiloides</i>	Оригинальные
107	<i>Maresearsia praeclara</i>	Haddock, Case, 1999
108	<i>Muggiaea atlantica</i>	Оригинальные
109	<i>Muggiaea sp.</i>	Haddock, Case, 1999
110	<i>Nanomia bijuga</i>	Haddock, Case, 1999
111	<i>Nanomia cara</i>	Haddock, Case, 1999
112	<i>Nectadamas diomedae</i>	Haddock, Case, 1999
113	<i>Nectopyramis natans</i>	Haddock, Case, 1999
114	<i>Praya cymbiformis</i>	Harvey, 1952
115	<i>Praya dubia</i>	Widder et al., 1989
116	<i>Rhizophysa sp.</i>	Poupin et al., 1999
117	<i>Rosacea plicata</i>	Nicol, 1958
118	<i>Sulculeolaria sp.</i>	Herring, 1987
119	<i>Vogtia glabra</i>	Nicol, 1958
120	<i>Vogtia serrata</i>	Haddock, Case, 1999

1	2	3
Phylum Ctenophora		
122	<i>Leucothea multicornis</i>	Harvey, 1952
123	<i>Aulacoctena acuminata</i>	Haddock, Case, 1999
124	<i>Bathocyroe fosteri</i>	Haddock, Case, 1999
125	<i>Bathystena chuni</i>	Haddock, Case, 1999
126	<i>Bathystena sp.</i>	Haddock, Case, 1999
127	<i>Bathynestidae indet.</i>	Haddock, Case, 1999
128	<i>Beroe abyssicola</i>	Poupin et al., 1999
129	<i>Beroe cucumis</i>	Harvey, 1952; Nicol, 1958 b; Latz et al., 1988
130	<i>Beroe forscalii</i>	Poupin et al., 1999
131	<i>Beroe gracilis</i>	Haddock, Case, 1999
132	<i>Beroe ovata</i>	Nicol, 1958 b; Ward, Seliger, 1974; оригинальные
133	<i>Beroe rufescens</i>	Harvey, 1952
134	<i>Bolinopsis infundibulum</i>	Haddock, Case, 1999
135	<i>Bolinopsis vitrea</i>	Haddock, Case, 1999, Harvey, 1952
136	<i>Cestum veneris</i>	Harvey, 1952
137	<i>Charistephane fugiens</i>	Haddock, Case, 1999
138	<i>Cydippe densa</i>	Harvey, 1952
139	<i>Cydippida indet.</i>	Haddock, Case, 1999
140	<i>Deiopea kaloktenota</i>	Haddock, Case, 1999
141	<i>Eschscholthia sp.</i>	Harvey, 1952
142	<i>Leucothea multicornis</i>	Harvey, 1952
143	<i>Eurhamphae vexilligera</i>	Haddock, Case, 1999
144	<i>Euplokamis stationis</i>	Haddock, Case, 1999
145	<i>Euplokamis sp.</i>	Haddock, Case, 1999
146	<i>Haeckelia beehleri</i>	Haddock, Case, 1999
147	<i>Haeckelia bimaculata</i>	Haddock, Case, 1999
148	<i>Haeckelia rubra</i>	Haddock, Case, 1999
149	<i>Hormiphora luminosa</i>	Harvey, 1952
150	<i>Kiyohimea aurita</i>	Haddock, Case, 1999
151	<i>Lampea lactea</i>	Latz et al., 1988
152	<i>Lampea pancerina</i>	Оригинальные
153	<i>Lampea sp.</i>	Haddock, Case, 1999
154	<i>Leucothea pulchra</i>	Haddock, Case, 1999
155	<i>Lobata indet.</i>	Haddock, Case, 1999
156	<i>Mertensiidae indet.</i>	Haddock, Case, 1999
157	<i>Mnemiopsis leidy</i>	Harvey, 1952; Clark, Backus, 1956; Freeman, Reynolds, 1973; оригинальные
158	<i>Ocyropsis maculata immaculata</i>	Haddock, Case, 1999
159	<i>Ocyropsis fusca</i>	Widder, 1991
160	<i>Pleurobrachia pileus</i>	Harvey, 1952; оригинальные

1	2	3
161	<i>Thalassocalycidae indet</i>	Haddock, Case, 1999
162	<i>Thalassocalycidae indet.</i>	Haddock, Case, 1999
163	<i>Tizardia phosphorea</i>	Dawydoff, 1946
164	<i>Velamen parallelum</i>	Haddock, Case, 1999
Phylum Annelida		
Class Polychaetetes		
165	<i>Aglaophamus foliosus</i>	Raymond, De Vries, 1976
166	<i>Eusyllis sp.</i>	Raymond, De Vries, 1976
167	<i>Lagisca sp.</i>	Raymond, De Vries, 1976
168	<i>Maupasia isochaeta</i>	Оригинальные
169	<i>Odontosyllis phosphorea</i>	Harvey, 1952
170	<i>Odontosyllis sp.</i>	Raymond, De Vries, 1976
171	<i>Pelagobia longicirrata</i>	Оригинальные
172	<i>Pionosyllis sp.</i>	Poupin et al., 1999
173	<i>Poeobus meseres</i>	Robison, 1995
174	<i>Polyeunoa laevis</i>	Raymond, De Vries, 1976
175	<i>Pontodora pelagica</i>	Оригинальные
176	<i>Rhynchonereella angelini</i>	Dales, 1971
177	<i>Sabellaria alveolata</i>	Оригинальные
178	<i>Tomopteris anadyomene</i>	Bonhomme, 1958
179	<i>Tomopteris apsteini</i>	Bonhomme, 1958
180	<i>Tomopteris (Johnstonella) pacifica</i>	Terio, 1964; оригинальные
181	<i>Tomopterishelgolandica</i>	Harvey, 1952
182	<i>Tomopteris sp.</i>	Оригинальные
183	<i>Tomopteris krampi</i>	Оригинальные
184	<i>Tomopteris levipes</i>	Оригинальные
185	<i>Tomopteris sp.</i>	Оригинальные
186	<i>Tomopteris mariana</i>	Harvey, 1952; оригинальные
187	<i>Tomopteris nationalis</i>	Herring, 1978
188	<i>Tomopteris nisseni</i>	Latz et al., 1988
189	<i>Tomopteris planktonis</i>	Bonhomme, 1958
190	<i>Tomopteris rolasi</i>	Harvey, 1952
191	<i>Tomopteris septentrionalis</i>	Terio, 1964
192	<i>Vanadis crystallina</i>	Оригинальные
Phylum Mollusca		
Class Gastropoda		
193	<i>Creseis clava</i>	Оригинальные
194	<i>Creseis conica</i>	Harvey, 1952
195	<i>Cavolinia inflexa</i>	Оригинальные
196	<i>Clio cuspidata</i>	Harvey, 1952
197	<i>Hyalocylis striata</i>	Оригинальные
198	<i>Phylliroe bucephala</i>	Harvey, 1952

1	2	3
Phylum Arthropoda Class Branchiopoda SuInfraorder Cladocera		
200	<i>Evadne spinifera</i>	Рудяков, 1967
201	<i>Podon intermedius</i>	Оригинальные
202	<i>Podon leuckartii</i>	Оригинальные
Phylum Arthropoda Class Ostracoda		
203	<i>Conchoecetta acuminata</i>	Рудяков, 1967; оригинальные
204	<i>Alacia alata</i>	Angel, 1968
205	<i>Conchoecissa ametra</i>	Campbell, Herring, 1990
206	<i>Orthoconchoecia atlantica</i>	Рудяков, 1967; Batchelder, Swift, 1988
207	<i>Alacia belgicae</i>	Raymond, De Vries, 1976
208	<i>Orthoconchoecia bispinosa</i>	Рудяков, 1967; Batchelder, Swift, 1988
209	<i>Boroecia borealis</i>	Оригинальные; Neilson et al., 1995
210	<i>Pseudoconchoecia concentrica</i>	Angel, 1972
211	<i>Conchoecia clausii</i>	Оригинальные
212	<i>Mikroconchoecia curta</i>	Рудяков, 1967, оригинальные
213	<i>Conchoecilla daphnoides</i>	Рудяков, 1967; оригинальные
214	<i>Paraconchoecia echinata</i>	Рудяков, 1967
215	<i>Discoconchoecia elegans</i>	Рудяков, 1967; Lapota et al., 1989; оригинальные
216	<i>Orthoconchoecia haddoni</i>	Рудяков, 1967
217	<i>Conchoecia hyalophyllum</i>	Рудяков, 1967; оригинальные
218	<i>Conchoecissa imbricata</i>	Angel., 1968; Latz et al., 1988; оригинальные
219	<i>Mollicia kampta</i>	Campbell, Herring, 1990
220	<i>Conchoecia lophura</i>	Рудяков, 1967
221	<i>Conchoecia macrocheira</i>	Рудяков, 1967
222	<i>Conchoecia magna</i>	Angel, 1968, Batchelder, Swift, 1988; оригинальные
223	<i>Gigantocypris muelleri</i>	Оригинальные
224	<i>Paraconchoecia oblonga</i>	Рудяков, 1967; Batchelder, Swift, 1988
225	<i>Obtusoecia obtusata</i>	Оригинальные
226	<i>Macrocyprina pacifica</i>	Оригинальные
227	<i>Porroecia parthenoda</i>	Рудяков, 1967
228	<i>Paraconchoecia procera</i>	Batchelder, Swift, 1988

1	2	3
229	<i>Paramollicia rhynchena</i>	Angel, 1968; Campbell, Herring, 1990
230	<i>Conchoecia ritteri</i>	Оригинальные
231	<i>Orthoconchoecia secernenda</i>	Angel, 1968; Latz et al., 1988
232	<i>Paraconchoecia spinifera</i>	Рудяков, 1967
233	<i>Porroecia spinirostris</i>	Зернова, 1967; оригинальные
234	<i>Orthoconchoecia striola</i>	Рудяков, 1967
235	<i>Conchoecia subarcuata</i>	Рудяков, 1967
236	<i>Conchoecia tetragona</i>	Рудяков, 1967
237	<i>Cypridina americana</i>	Herring, 1985
238	<i>Cypridina chierchiae</i>	Зернова, 1967
239	<i>Cypridina dentata</i>	Herring, 1985
240	<i>Vargula hilgendorffii</i>	Tsuju et al., 1972; Abe et al., 1995
241	<i>Pyrocypris noctiluca</i>	Tsuju et al., 1970
242	<i>Cypridina serrata</i>	Tsuju et al., 1972
243	<i>Cypridina sinuosa</i>	Зернова, 1967
244	<i>Euconchoecia chierchiae</i>	Batchelder, Swift, 1988
245	<i>Halocypris globosa</i>	Оригинальные
246	<i>Halocypris pelagica</i>	Оригинальные
247	<i>Halocypris spinirostris</i>	Оригинальные
248	<i>Vargula antarctica</i>	Raymond, De Vries, 1976
249	<i>Kornickeria bullae</i>	Herring, 1985
250	<i>Enewton harveyi</i>	Tsuju et al., 1970
251	<i>Vargula hilgendorffii</i>	Tsuju et al., 1970; Abe et al., 1995
252	<i>Vargula karamu</i>	Ogon, Ohmia, 2004
253	<i>Photeros morini</i>	Torres, Cohen, 2005
254	<i>Vargula norvegica</i>	Herring, 1985
255	<i>Vargula tsujii</i>	Widder et al., 1983; Herring, 1985
Phylum Arthropoda Class Maxillopoda Subclass Copepoda		
256	<i>Aegisthus mucronatus</i>	Herring, 1985
257	<i>Candacia armata</i>	Оригинальные
258	<i>Candacia pachydactyla</i>	Гительзон и др., 1969; оригинальные
259	<i>Centraugaptilus cucullatus</i>	Herring, 1988
260	<i>Centraugaptilus horridus</i>	Clark, Conover, 1962; Herring, 1988
261	<i>Centraugaptilus rattrayi</i>	Herring, 1988
262	<i>Centropages bradyi</i>	Оригинальные
263	<i>Centropages chierchiae</i>	Оригинальные
264	<i>Centropages furcatus</i>	Lapota, Losee, 1984; оригинальные

1	2	3
265	<i>Centropages abdominalis</i>	Herring, 1988
266	<i>Centropages typicus</i>	Оригинальные
267	<i>Chiridius obtusifformis</i>	Harvey, 1952
268	<i>Copilia quadrata</i>	Оригинальные
269	<i>Copilia mirabilis</i>	Оригинальные
270	<i>Farranula gracilis</i>	Оригинальные
271	<i>Corycaeus latus</i>	Оригинальные
272	<i>Corycaeus elongatus</i>	Оригинальные
273	<i>Farranula gibbula</i>	Оригинальные
274	<i>Corycaeus limbatus</i>	Оригинальные
275	<i>Corycaeus obtusus</i>	Оригинальные
276	<i>Corycaeus speciosus</i>	Оригинальные
277	<i>Corycaeus typicus</i>	Оригинальные
278	<i>Disseta palumbii</i>	Clark, Conover, 1962
279	<i>Euaugaptilus bullifer</i>	Herring, 1988
280	<i>Euaugaptilus farrani</i>	Herring, 1988
281	<i>Euaugaptilus filigerus</i>	Herring, 1988
282	<i>Euaugaptilus grandicornis</i>	Herring, 1988
283	<i>Euaugaptilus laticeps</i>	Herring, 1988
284	<i>Euaugaptilus magnus</i>	Clark et al., 1962; Lynch, 1978
285	<i>Euaugaptilus nodifrons</i>	Herring, 1988
286	<i>Euaugaptilus perodiosus</i>	Herring, 1988
287	<i>Euaugaptilus rectus</i>	Herring, 1988
288	<i>Euaugaptilus squamatus</i>	Herring, 1988
289	<i>Euaugaptilus truncatus</i>	Herring, 1988
290	<i>Euaugaptilus vicinus</i>	Herring, 1988
291	<i>Euchaeta marina</i>	Clark et al., 1962; Herring, 1988; оригинальные
292	<i>Euchaeta sp.</i>	Гительзон и др., 1969
293	<i>Gaussia princeps</i>	Clark et al., 1962; Barnes, Case, 1972; оригинальные; Lynch, 1978; Widder et al., 1983; Latz et al., 1988
294	<i>Haloptilus longicornis</i>	Оригинальные
295	<i>Haloptilus spiniceps</i>	Оригинальные
296	<i>Hemirhabdus grimaldi</i>	Clark, Conover, 1962; Herring, 1988 оригинальные
297	<i>Hemirhabdus latus</i>	Herring, 1988
298	<i>Heteroptilus acutilobus</i>	Herring, 1988
299	<i>Heterorhabdus norvegicus</i>	Clark et al., 1962; оригинальные
300	<i>Heterorhabdus profundus</i>	Clark et al., 1962; оригинальные

1	2	3
301	<i>Heterorhabdus papilliger</i>	Harvey, 1962; Herring, 1988 оригинальные
302	<i>Heterorhabdus robustus</i>	Herring, 1988; оригинальные
303	<i>Heterorhabdus spinifrons</i>	Оригинальные; Swift et al., 1995
304	<i>Heterorhabdus subspinifrons</i>	Оригинальные
305	<i>Heterostylites longicornis</i>	Clark, Conover, 1962
306	<i>Labidocera acutifrons</i>	Оригинальные
307	<i>Lucicutia aurita</i>	Herring, 1988
308	<i>Lucicutia clausi</i>	Herring, 1988
309	<i>Lucicutia flavicornis</i>	Harvey, 1952; оригинальные
310	<i>Lucicutia gemina</i>	Рудяков, Воронина, 1967; Гительзон, 1969; оригинальные
311	<i>Lucicutia gemina</i>	Оригинальные
312	<i>Lucicutia grandis</i>	Clark et al., 1962; оригинальные
313	<i>Lucicutia magna</i>	Herring, 1988
314	<i>Lucicutia ovalis</i>	Зернова, 1967; Рудяков, Воронина, 1967; Оригинальные
315	<i>Lucicutia sarsi</i>	Herring, 1988
316	<i>Lucicutia wolfendeni</i>	Herring, 1988
317	<i>Metridia boeckii</i>	Оригинальные
318	<i>Metridia gerlanchei</i>	Raymond, De Vries, 1976
319	<i>Metridia longa</i>	Clark et al., 1962; Lynch, 1978; оригинальные
320	<i>Metridia lucens</i>	Harvey, 1952; David, Conover, 1961; Clark et al., 1962; оригинальные
321	<i>Metridia macrura</i>	Herring, 1988
322	<i>Metridia pacifica</i>	Herring, 1988
323	<i>Metridia princeps</i>	Clark et al., 1962; Herring, 1988 оригинальные
324	<i>Oithona similis</i>	Herring, 1988; Kiernik, 1908; оригинальные
325	<i>Oithona spp.</i>	Рудяков, Воронина, 1967; Гительзон и др., 1969; Оригинальные
326	<i>Triconia conifera</i>	Harvey, 1952; Lapota, Losee, 1984; Herring et al., 1993; Оригинальные

1	2	3
327	<i>Oncaea curta</i>	Оригинальные
328	<i>Oncaea media</i>	Оригинальные
329	<i>Oncaea mediterranea</i>	Оригинальные
330	<i>Triconia minuta</i>	Оригинальные
331	<i>Oncaea neobscura</i>	Оригинальные
332	<i>Oncaea obscura</i>	Оригинальные
333	<i>Oncaea obtusa</i>	Оригинальные
334	<i>Oncaea spp.</i>	Гительзон и др., 1969
335	<i>Oncaea venusta</i>	Оригинальные
336	<i>Oncaea vodjanitskii</i>	Оригинальные
337	<i>Candacia bispinosa</i>	Рудяков, Воронина, 1967; оригинальные
338	<i>Candacia simplex</i>	Оригинальные
339	<i>Paraeuchaeta norvegica</i>	Clark et al., 1962; Herring, 1988
340	<i>Phaena spinifera</i>	Оригинальные
341	<i>Nullosetigera helgae</i>	Оригинальные
342	<i>Pleuromamma abdominalis</i>	Harvey, 1952; Оригинальные
343	<i>Pleuromamma borealis</i>	Оригинальные
344	<i>Pleuromamma gracilis</i>	Harvey, 1952; оригинальные
345	<i>Pleuromamma indica</i>	Herring, 1988; Оригинальные
346	<i>Pleuromamma piseki</i>	Оригинальные; Herring, 1988
347	<i>Pleuromamma quadrangulata</i>	Herring, 1988
348	<i>Pleuromamma robusta</i>	Clark, Conover, 1962; Оригинальные
349	<i>Pleuromamma xiphias</i>	Clark, Conover, 1962; Kartline et al., 1999; оригинальные
350	<i>Pleuromamma sp.</i>	Clark et al., 1962; Гительзон и др., 1969
351	<i>Pontellopsis regalis</i>	Оригинальные
352	<i>Pontellopsis villosa</i>	Оригинальные
353	<i>Ratania flava</i>	Оригинальные
354	<i>Sapphirina metallina</i>	Оригинальные
355	<i>Sapphirina nigromaculata</i>	Оригинальные
356	<i>Scolecithricella minor</i>	Оригинальные
357	<i>Scolecithrix danae</i>	Гительзон и др., 1969; оригинальные; Herring, 1988
358	<i>Temora stylifera</i>	Рудяков, Воронина, 1967; оригинальные
359	<i>Temora turbinata</i>	Оригинальные
360	<i>Temora longicornis</i>	Оригинальные
361	<i>Undinula vulgaris</i>	Оригинальные; Herring, 1988

1	2	3
Phylum Arthropoda Class Malacostraca Order Mysidacea		
362	<i>Neognathophausia gigas</i>	Poupin et al., 1999;
363	<i>Neognathophausia ingens</i>	Cormier, 1978; Widder et al., 1983; Оригинальные
364	<i>Gnathophausia zoea</i>	Poupin et al., 1999; Оригинальные
365	<i>Siriella thompsonii</i>	Оригинальные
Phylum Arthropoda Class Malacostraca Order Amphipoda		
366	<i>Brachyscelus cruscum</i>	Оригинальные
367	<i>Cyphocaris challenger</i>	Bowan, 1967
368	<i>Themisto gaudichaudi</i>	Оригинальные
369	<i>Hyperia galba</i>	Оригинальные
370	<i>Leptocotis tenuirostris</i>	Оригинальные
371	<i>Psammonyx terranova</i>	Herring, 1985
372	<i>Paraphronima crassipes</i>	Оригинальные
373	<i>Parapronoe crustulum</i>	Bowan, 1967; Herring, 1978; Оригинальные
374	<i>Phronimella elongata</i>	Оригинальные
375	<i>Platyscellus serratulus</i>	Оригинальные
376	<i>Scina borealis</i>	Оригинальные; Bowlby et al., 1991
377	<i>Scina cf. rattrayi</i>	Оригинальные; Widder et al., 1983
378	<i>Scina crassicornis</i>	Оригинальные; Bowlby et al., 1991; Herring, 1978
379	<i>Scina marginata</i>	Herring, 1978
380	<i>Scina submarginata</i>	Herring, 1985; Оригинальные
381	<i>Streetsia challenger</i>	Оригинальные
1	2	3
382	<i>Streetsia porcella</i>	Herring, 1985
383	<i>Vibilia armata</i>	Оригинальные
Phylum Arthropoda Class Malacostraca Order Decapoda		
384	<i>AcanthePHYRA acanthitelsonis</i>	Herring, 1976
385	<i>AcanthePHYRA acutifrons</i>	Herring, 1976
386	<i>AcanthePHYRA brevirostris</i>	Herring, 1976
387	<i>AcanthePHYRA cucullata</i>	Herring, 1976
388	<i>AcanthePHYRA curtirostris</i>	Herring, 1976; Frank, 1988

1	2	3
389	<i>Acanthephyra eximia</i>	Herring, 1976
390	<i>Acanthephyra kingsleyi</i>	Herring, 1976
391	<i>Acanthephyra media</i>	Herring, 1976
392	<i>Heterogenys microphthalma</i>	Herring, 1967
393	<i>Acanthephyra pelagica</i>	Clark, Conover, 1962; Lynch, 1978
394	<i>Systellaspis pellucida</i>	Harvey, 1952
395	<i>Acanthephyra prionota</i>	Herring, 1976
396	<i>Acanthephyra purpurea</i>	Nicol, 1958 b; Herring, 1976
397	<i>Acanthephyra sanguinea</i>	Herring, 1976
398	<i>Acanthephyra sibogae</i>	Herring, 1976
399	<i>Acanthephyra smithi</i>	Frank, 1988
400	<i>Acanthephyra stylostratis</i>	Herring, 1976
401	<i>Cerataspis coruscans</i>	Harvey, 1952
402	<i>Chlorotocoides spinicauda</i>	Herring, 1976
403	<i>Ephyrina bifida</i>	Herring, 1976
404	<i>Ephyrina figueirai</i>	Herring, 1976
405	<i>Ephyrina hoskynii</i>	Оригинальные
406	<i>Ephyrina ombango</i>	Herring, 1976
407	<i>Pagurus sp.</i>	Lagardere, 1977
408	<i>Pagurus bernhaerdus</i>	Оригинальные
409	<i>Gastrosaccus simulans</i>	Harvey, 1952
410	<i>Gennadas elegans</i>	Оригинальные
411	<i>Glyphus marsupialis</i>	Herring, 1976
412	<i>Neognathophausia ingens</i>	Harvey, 1952; Frank, 1988
413	<i>Heterocarpus dorsalis</i>	Harvey, 1952
414	<i>Heterocecrpus sp.</i>	Shimomura et al., 1980
415	<i>Oplophorus novaezeelandiae</i>	Harvey, 1952; Nicol, 1958 b; Herring, 1976
416	<i>Janicella spinicauda</i>	Harvey, 1952; Biggley et al., 1981
417	<i>Hymenodora glacialis</i>	Herring, 1976
418	<i>Hymenodora gracilis</i>	Herring, 1976
419	<i>Hymenopenaeus debilis</i>	Herring, 1976
420	<i>Leptochela bermudensis</i>	Harvey, 1952; Herring, 1976
421	<i>Lucifer typus</i>	Herring, 1978; оригинальные
422	<i>Meningodora miccyla</i>	Herring, 1976
423	<i>Meningodora mollis</i>	Herring, 1976
424	<i>Meningodora vesca</i>	Herring, 1976
425	<i>Mesopenaeus tropicalis</i>	Gruner, 1954
426	<i>Notostomus auriculatus</i>	Herring, 1976
427	<i>Notostomus gibbosus</i>	Herring, 1976
428	<i>Oplochorus gracilorostris</i>	Frank, 1988

1	2	3
429	<i>Oplochorus spinosus</i>	Herring, 1976; Latz et al., 1988
430	<i>Oplophorus typus</i>	Herring, 1976
431	<i>Plesionika alcocki</i>	Harvey, 1952
432	<i>Parapasiphae sulcatifrons</i>	Widder et al., 1983
433	<i>Pasiphaea tarda</i>	Harvey, 1952; Herring, 1976
434	<i>Penaeus kerathurus</i>	Оригинальные
435	<i>Stereomastis phosphorus</i>	Harvey, 1952
436	<i>Peracaridea sp.</i>	Lagardere, 1977
437	<i>Cerataspis coruscans</i>	Nicol, 1958 b; Herring, 1976
438	<i>Sergestes atlanticus</i>	Herring, 1976
439	<i>Eusergestes arcticus</i>	Herring, 1976
440	<i>Parasergestes armatus</i>	Poupin et al., 1999
441	<i>Sergestes cornutus</i>	Herring, 1976
442	<i>Neosergestes edwardsii</i>	Herring, 1978
443	<i>Sergestes henseni</i>	Gruner, 1954
444	<i>Sergia lucens</i>	Harvey, 1952
445	<i>Allosergestes pectinatus</i>	Herring, 1978
446	<i>Deosergestes pediformis</i>	Herring, 1976
447	<i>Sergia prehensilis</i>	Harvey, 1952
448	<i>Allosergestes sargassi</i>	Herring, 1976
449	<i>Eusergestes similis</i>	Young, 1981; Widder et al., 1983
450	<i>Parasergestes vigilax</i>	Herring, 1976
451	<i>Sergia challengerii</i>	Harvey, 1952
452	<i>Sergia grandis</i>	Grosnier, Forest, 1973
453	<i>Sergia potens</i>	Widder et al., 1983
454	<i>Sergia prehensilis</i>	Poupin et al., 1999
455	<i>Sergia robusta</i>	Herring, 1976
456	<i>Sergia scintillans</i>	Poupin et al., 1999
457	<i>Sergia splendens</i>	Herring, 1976
458	<i>Systellaspis braueri</i>	Herring, 1976
459	<i>Systellaspis cristata</i>	Herring, 1976
460	<i>Systellaspis debilis</i>	Harvey, 1952; Latz et al., 1988
461	<i>Systellaspis lanceocaudata</i>	Shimomura et al., 1980
462	<i>Systellaspis pellucid</i>	Herring, 1976
463	<i>Thalassocaris crinita</i>	Herring, 1976
464	<i>Thalassocaris lucida</i>	Harvey, 1952; Herring, 1976
Phylum Arthropoda Class Malacostraca Order Euphausiacea		
465	<i>Euphausia americana</i>	Latz et al., 1988
466	<i>Euphausia brevis</i>	Latz et al., 1988

1	2	3
467	<i>Euphausia crystallorophias</i>	Raymond, De Vries, 1976
468	<i>Euphausia eximia</i>	Losee et al., 1985
469	<i>Euphausia gibboides</i>	Latz et al., 1988
470	<i>Euphausia hemigibba</i>	Herring, Locket, 1978
471	<i>Euphausia krochii</i>	Оригинальные
472	<i>Euphausia mutica</i>	Оригинальные
473	<i>Euphausia pacifica</i>	Nicol, 1958 b; Harvey, 1964; Widder et al., 1983; Оригинальные
474	<i>Euphausia similis</i>	Оригинальные
475	<i>Euphausia superba</i>	Оригинальные
476	<i>Euphausia tenera</i>	Swift et al., 1976
477	<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	Harvey, 1952; Clark et al., 1962; Hardy, Kay, 1964; оригинальные
478	<i>Nematobrachion boopsis</i>	Poupin et al., 1999
479	<i>Nematobrachion flexipes</i>	Latz et al., 1988; Poupin et al., 1999
480	<i>Nematobrachion sexspinosum</i>	Herring, 1978
481	<i>Nematoscelis atlantica</i>	Herring, Locket, 1978
482	<i>Nematoscelis difficilis</i>	Widder et al., 1983
483	<i>Nematoscelis gracilis</i>	Herring, Locket, 1978
484	<i>Nematoscelis megalops</i>	Le Fevre, Voisin, 1978
485	<i>Nematoscelis microps</i>	Herring, Locket, 1978
486	<i>Nematoscelis tenella</i>	Herring, Locket, 1978
487	<i>Nyctiphanes capensis</i>	Kelly, Tett, 1978
488	<i>Nyctiphanes couchii</i>	Оригинальные; Herring, Locket, 1978
489	<i>Nyctiphanes simplex</i>	Widder et al., 1983
490	<i>Stylocheiron abbreviatum</i>	Оригинальные
491	<i>Stylocheiron carinatum</i>	Оригинальные
492	<i>Stylocheiron elongatum</i>	Poupin et al., 1999
493	<i>Stylocheiron longicorne</i>	Оригинальные; Herring, 1978
494	<i>Stylocheiron maximum</i>	Poupin et al., 1999
495	<i>Stylocheiron suhmi</i>	Poupin et al., 1999
496	<i>Tessarabrachion oculatum</i>	Herring, 1978
497	<i>Thysanoessa gregaria</i>	Herring, Locket, 1978
498	<i>Thysanoessa inermis</i>	Оригинальные
499	<i>Thysanoessa longicaudata</i>	Swift et al., 1995
500	<i>Thysanoessa raschii</i>	Doyle, Kay, 1967; Lynch, 1978; оригинальные
501	<i>Thysanopoda acitifrons</i>	Herring, Locket, 1978
502	<i>Thysanopoda microphthalma</i>	Poupin et al., 1999
503	<i>Thysanopoda monacantha</i>	Herring, Locket, 1978; Оригинальные
504	<i>Thysanopoda tricuspидata</i>	Оригинальные

1	2	3
Phylum Echinodermata		
Class Holothuroidea		
505	<i>Enypniastes exima</i>	Robisson, 1992
506	<i>Penilpidia ludwigi</i>	Widder, 1991
507	<i>Scotoanassa hollisi</i>	Widder et al., 1983
508	<i>Scotoplanes globosa</i>	Widder et al., 1983
Phylum Chaetognatha		
509	<i>Caecosaggitta macrocephala</i>	Haddock, Case, 1994
510	<i>Sagitta bipunctata</i>	Harvey, 1952
511	<i>Parasagitta elegans</i>	Le Fevre, Voisin, 1987
512	<i>Serratosagitta tasmanica</i>	Le Fevre, Voisin, 1978
Phylum Chordata		
Class Thaliacea		
Order Salpida		
513	<i>Cyclosalpa bakeri</i>	Fraser, 1947
514	<i>Cyclosalpa floridana</i>	Harvey, 1952
515	<i>Cyclosalpa pinnata</i>	Harvey, 1952
516	<i>Helicosalpa virgula</i>	Tregouboff, Rose, 1957
517	<i>Ihleia punctata</i>	Оригинальные
518	<i>Thalia democratica</i>	Оригинальные
Phylum Chordata		
Class Thaliacea		
Order Doliolida		
519	<i>Doliolum denticulatum</i>	Оригинальные
520	<i>Doliolina muelleri</i>	Оригинальные
521	<i>Doliolum sp.</i>	Herring, 1987
Phylum Chordata		
Class Thaliacea		
Order Pyrosomatida		
522	<i>Pyrosoma atlanticum</i>	Harvey, 1952; Nicol, 1958 b; Swift et al., 1977; оригинальные
523	<i>Pyrostremma spinosum</i>	Nicol, 1958 b
524	<i>Pyrosomella cf. verticillata</i>	Widder et al., 1983
Phylum Chordata		
Class Appendicularia		
525	<i>Folia gracilis</i>	Galt, Grober, 1985
526	<i>Fritillaria pellucida</i>	Harvey, 1952
527	<i>Oikopleura albicans</i>	Harvey, 1952; Galt, 1978
528	<i>Oikopleura cophocerca</i>	Galt, Grober, 1985
529	<i>Oikopleura dioica</i>	Widder et al., 1983; Buskay, Swift, 1990 Оригинальные
530	<i>Oikopleura gaussica</i>	Galt, Grober, 1985
531	<i>Oikopleura flabellum</i>	Harvey, 1952

1	2	3
532	<i>Oikopleura gaussica</i>	Galt, Grober, 1985
533	<i>Oikopleura labradoiensis</i>	Galt, 1978; Swift et al., 1995
534	<i>Oikopleura mediterranea</i>	Galt, Grober, 1985
535	<i>Oikopleura parva</i>	Galt, Grober, 1985
536	<i>Oikopleura rufescens</i>	Galt, Grober, 1985 Lapota et al., 1988 Оригинальные
537	<i>Oikopleura gaussica</i> – № 544	Galt, Grober, 1985
538	<i>Oikopleura vanhoeffeni</i>	Galt., 1978; Buskey, 1992
539	<i>Stegosoma magnum</i>	Galt, Grober, 1985

Таблица 9. Максимальная амплитуда (А), средняя интенсивность (Н) и длительность светоизлучения вся (L) и на 0,1 А (l) некоторых планктонных биолуминесцентоа на расстоянии 1 см от фотокатода ФЭУ.

Группы и вид	Интен- сивность, мквт•см ²		Длительность, с		Источник
	А	L	L	l	
1	2	3	4	5	6
RADIOLARIE					
<i>Aulocantha scolymantha</i>	4,0	1,3	6,1	4,5	Оригинал
<i>Cytocladus major</i>	0,0006	-*	1,7	-	Nicol, 1958 b, 1960
<i>Aulosphaera triodon</i>	0,0053	-	1,7	-	Nicol, 1958 b, 1960
<i>Colloroum sp.</i>	0,9	0,36	0,6	0,5	Оригинал
HYDROMIEDUSAE					
<i>Colobonema sericeum</i>	0,0095	-	1,9	-	Nicol, 1958 b
<i>Aeginura grimaldii</i>	0,0093	-	3,8	-	Nicol, 1958 b
	0,29	-	6,0	-	Clarke et al., 1962
<i>Crossota alba</i>	0,0004	-	1,0	-	Nicol, 1958 b
SCYPHOMEDUSAE					
<i>Periphylla periphylla</i>	0,027	-	4,0	-	Clarke et al., 1962
<i>Atolla wyvelleri</i>	0,2	-	1,9	-	Nicol, 1958 b
SIPHONOPHORA					
<i>Hippopodius hippopus</i>	0,0042	-	2,0	-	Nicol, 1958 b
<i>Vogtia spinosa</i>	0,32	-	11,2	-	Nicol, 1958 b
<i>V. glabra</i>	0,12	-	3,5	-	Nicol, 1958 b
<i>Diphues dispar</i>	3,2	1,3	4,5	4,2	Оригинал.
<i>D. bojani</i>	1,8	0,1	0,2	0,1	Оригинал.
<i>D. chamissonis</i>	2,8	0,9	2,5	2,0	Оригинал.
<i>Eudoxoides mitra</i>	7,0	1,3	4,1	1,2	Оригинал.
<i>Chelophyes appendiculata</i>	14,1	2,5	3,8	3,0	Оригинал.
<i>Abylopsis tetragona</i>	14,4	5,4	5,8	4,6	Оригинал.
<i>A. eschscholtzii</i>	10,1	3,2	4,1	3,1	Оригинал.
<i>Bassia bassensis</i>	10,8	1,6	3,6	1,7	Оригинал.
<i>Rosacea plicata</i>	0,014	-	1,9	-	Nicol, 1958 b

1	2	3	4	5	6
CTENOPHORA					
<i>Beroe ovata</i>	8,54	-	1,6	-	Nicol, 1958 b
	1150,3	822,0	3,03	2,47	Оригинал.
<i>Mnemiopsis leidy</i>	18,75	-	-	-	Clarke, Backus, 1956, 1962
	100,0	-	-	-	Nicol, 1958 b
	1432,9	910,8	3,14	3,53	Оригинал.
POLYCHAETA					
<i>Tomopteris</i>	23,4	10,8	0,6	0,3	Оригинал.
<i>Polychaeta larv.</i>	0,72	0,3	0,8	0,4	Оригинал.
OSTRACODA					
<i>Conchaecia obtusata</i>	3,4	1,3	1,7	0,3	Оригинал.
<i>C. elegans</i>	18,0	8,1	1,8	1,5	Оригинал.
<i>C. curta</i>	7,1	1,8	1,8	1,6	Оригинал.
<i>C. borealis</i>	11,0	4,9	0,4	0,3	Оригинал.
<i>C. clausi</i>	2,1	0,6	0,4	0,3	Оригинал.
COPEPODA					
<i>Euchirella formosa</i>	17,1	3,6	0,3	0,2	Оригинал.
<i>Euchaeta sp.</i>	23,0	-	-	-	Гительзон и др., 1969
<i>Scolecithrix danae</i>	8,0	3,4	0,8	0,2	Оригинал.
<i>Scolecithricella minor</i>	1,6	0,54	0,7	0,3	Оригинал.
<i>Metridia bolcki</i>	21,6	9,0	1,1	0,9	Оригинал.
<i>M. lucons</i>	39,0	-	-	-	David, Gonover, 1961
	0,18	-	-	-	Clarke et al., 1962
	25,2	14,4	1,2	0,4	Оригинал.
<i>M. longa</i>	0,022	-	-	-	Clarke et al., 1962
	9,0	3,6	2,9	21	Оригинал.
<i>Metridia princeps</i>	2,1	-	7,0	-	Clarke et al., 1962
<i>Metridia sp.</i>	62,0	-	-	-	Гительзон и др., 1969
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	30,6	14,4	1,9	1,3	Оригинал.
<i>P. borealis</i>	27,0	13,6	1,4	0,7	Оригинал.
<i>P. gracilis</i>	25,2	10,8	1,7	1,0	Оригинал.
<i>P. piscki</i>	25,2	13,6	1,8	1,1	Оригинал.
<i>P. robusta</i>	2,0	-	2,6	-	Clarke et al., 1962
	4,0	2,5	2,3	1,1	Оригинал.
<i>P. xiphias</i>	0,29	-	2,5	-	Clarke et al., 1962
	23,4	10,8	1,9	1,3	Оригинал.
<i>Pleuromamma sp.</i>	190,0	-	-	-	Гительзон и др., 1969
<i>Lucicutia clausii</i>	8,0	4,7	3,0	2,0	Оригинал.
<i>L. flavicornis</i>	28,8	2,7	13,6	4,0	Оригинал.
<i>L. gemma</i>	2,7	0,5	0,6	0,2	Оригинал.
<i>L. grandis</i>	0,0023	-	-	-	Clarke et al., 1962

<i>L. ovalis</i>	16,0	3,6	5,0	2,0	Оригинал.
<i>Heterornabdu norvegicus</i>	18,0	6,4	1,6	0,8	Оригинал.
<i>Heterostylites longicornis</i>	0,0027	-	-	-	Clarke et al., 1962
<i>Euaugaptilus magnus</i>	0,0015	-	-	-	Clarke et al., 1962
<i>Candacia pachydactyla</i>	6,5	1,6	0,3	0,2	Оригинал.
<i>Parandacia simplex</i>	1,1	0,5	0,4	0,3	Оригинал.
<i>Labidocera acutifrons</i>	0,6	0,1	1,1	0,5	Оригинал.
<i>Oithona sp.</i>	4,6	-	-	-	Гительзон и др., 1969
<i>Ratania flava</i>	0,4	0,1	0,2	0,1	Оригинал.
<i>Oncaea conifera</i>	21,6	9,0	6,5	5,1	Оригинал.
<i>On. curta</i>	7,2	1,2	1,9	1,6	Оригинал.
<i>Oncaea media</i>	2,8	1,3	1,1	0,8	Оригинал.
<i>On. mediterranea</i>	0,7	0,3	0,2	0,1	Оригинал.
<i>On. obscura</i>	17,1	4,1	0,8	0,2	Оригинал.
<i>On. obtusa</i>	0,4	0,1	1,0	0,5	Оригинал.
<i>On. venusta</i>	20,1	5,4	0,5	0,3	Оригинал.
<i>Oncaea sp.</i>	3,3	-	-	-	Гительзон и др., 1969
<i>Corycaeus elongatus</i>	4,4	0,5	3,8	2,1	Оригинал.
<i>C. speciosus</i>	3,3	2,0	0,4	0,2	Оригинал.
<i>C. limba</i>	7,2	1,8	0,3	0,2	Оригинал.
<i>Sapphirina metallina</i>	14,0	2,5	1,1	0,2	Оригинал.
<i>S. nigromaculata</i>	0,5	0,1	2,1	0,7	Оригинал.
<i>Copilia quadrata</i>	25,2	4,0	0,3	0,8	Оригинал.
<i>C. mirabilis</i>	2,9	1,2	0,3	0,2	Оригинал.
AMPHIPODAE					
<i>Scina borealis</i>	6,0	2,5	0,4	0,25	Оригинал.
<i>Leptocotis tenuirostris</i>	13,0	1,7	0,6	0,1	Оригинал.
Decapoda					
<i>Ac. pelagica</i>	0,0082	-	2,2	-	Nicol, 1958
<i>Leucifer sp.</i>	2,5	-	4,0	-	Clarke et al., 1962
	10,8	2,7	1,5	0,5	Оригинал.
EUPHAUSIIDAE					
<i>Euphasia krohni</i>	6,3	1,8	11,0	4,5	Оригинал.
<i>Euph. pacifica</i>	0,2	-	-	-	Kampa, Boden, 1956
<i>Euph. similis.</i>	3,6	1,2	12,0	4,1	Оригинал.
<i>Meganocyphanes norvegica</i>	0,023	-	22,0	-	Clarke et al., 1962
GASTROPODA					
<i>Crescis acicule</i>	6,3	4,5	1,6	0,6	Оригинал.
TUNICATA					
<i>Dolialum muleri</i>	2,0	0,9	0,3	0,2	Оригинал.
<i>Pyrosoma atlanticum</i>	0,1	-	17,0	-	Nicol, 1958
	2,5	-	-	-	Kampa, Boden, 1957

* примечание: знак “-” означает отсутствие данных

ГЛАВА III

ВИДОВАЯ СПЕЦИФИЧНОСТЬ И НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕНЕРАЦИИ СВЕТА ПЛАНКТОНАМИ

3.1. Вариабельность характеристик биолюминесценции планктона при различных видах стимуляции

Общепринятым считается положение, что форма биолюминесцентного сигнала не определяется видом стимуляции [Гительзон, Чумакова, 1968; Гительзон и др., 1969]. Несмотря на известные ограничения [Токарев, Битюков, 1975; Битюков, Евстигнеев, 1982; Токарев, 1990] можно в первом приближении принять это положение. Действительно, как следует из теории распространения возбуждения [Ходжкин, 1968; Ходоров, 1969], любой стимул (электрический, химический, механический, оптический, термический и т.д.) вызывает в мембранах изменение ионной проницаемости и ионных токов, которые в определенных условиях усиливают начальный мембранный потенциал, приводят к деполяризации мембран и возникновению потенциала действия. Вместе с тем, ряд экспериментов, проведенных на организмах разной видовой принадлежности, выявили существенные отклонения от общепринятых представлений о «триггерной природе» светоизлучения планктонных организмов и потребовали проведения специальных исследований.

3.1.1. Параметры биолюминесценции динофлагеллят при химической и электрической стимуляциях

Эксперименты проводили с *Noctiluca scintillans* на экземплярах одного размера (0,5 мм), в один сезон (зима), в светлое время суток (10-15 ч) при температуре, близкой к 18°C. 1200 экземпляров ночесветки было подвергнуто химической стимуляции и 1400 – электрической. Для 5 основных биофизических характеристик светоизлучения (рис. 13) ночесветки (амплитуда, длительность импульса, фронт нарастания вспышки, длительность спада и продолжительность свечения на уровне 0,5 амплитуды) были изучены статистические ряды распределений по каждому типу стимуляции отдельно. При обоих видах раздражения люминесцентной системы ночесветки (табл. 10 и 11) наиболее стабильным параметром биолюминесценции этого планктона оказались длительность светоизлучения на уровне 0,5 амплитуды и полная длительность вспышки. Это согласуется с результатами английских коллег

Таблица 10. Вариабельность характеристик светоизлучения ночесветки при химической стимуляции.

№ п/п	А		I _{ср}		I _{фр}		I		I _{0,5}	
	Класс (мм)	Частота	Класс (мм)	Частота	Класс (мм)	Частота	Класс (мм)	Частота	Класс (мм)	Частота
1	20-29	47	2,0-4,9	9	1,0-2,9	11	0,5-0,9	52	1,0-2,9	212
2	30-39	132	5,0-7,9	86	3,0-4,9	50	1,0-1,4	234	3,0-4,9	322
3	40-49	161	8,0-10,9	91	5,0-6,9	124	1,5-1,9	276	5,0-6,9	349
4	50-59	179	11-13,9	161	7,0-8,9	140	2,0-2,4	161	7,0-8,9	219
5	60-69	183	14,0-16,9	198	9,0-10,9	164	2,5-2,9	159	9,0-10,9	87
6	70-79	244	17,0-19,9	229	11,0-12,9	180	3,0-3,4	81	11,0-12,9	11
7	80-89	124	20,0-22,9	203	13,0-14,9	260	3,5-3,9	46		
8	90-99	88	23,0-25,9	162	15,0-16,9	192	4,0-4,4	57		
9	100-109	30	26,0-28,9	51	17,0-18,9	50	4,5-4,9	24		
10	109	12	29,0-31,9	10	19,0-20,9	22	5,0-5,4	23		
11					21,0-22,9	7	5,5-5,9	17		
12							6,0-6,4	12		
13							6,5-6,9	21		
14							7,0-7,4	29		
15							7,5-7,9	8		

Таблица 11. Вариабельность характеристик светоизлучения ночесветки при электрической стимуляции

	Класс (мм)	Частота	Класс (мм)	Частота	Класс (мм)	Частота	Класс (мм)	Частота	Класс (мм)	Частота
1	20-29	77	2,0-4,9	56	1,0-2,9	222	0,5-0,9	279	1,0-2,9	324
2	30-39	150	5,0-7,9	389	3,0-4,9	332	1,0-1,4	471	3,0-4,9	531
3	40-49	205	8,0-10,9	456	5,0-6,9	502	1,5-1,9	274	5,0-6,9	329
4	50-59	343	11-13,9	326	7,0-8,9	229	2,0-2,4	151	7,0-8,9	159
5	60-69	292	14,0-16,9	159	9,0-10,9	42	2,5-2,9	69	9,0-10,9	21
6	70-79	191	17,0-19,9	19	11,0-12,9	57	3,0-3,4	68		
7	80-89	81			13,0-14,9	12	3,5-3,9	22		
8	90-99	61			15,0-16,9	4	4,0-4,4	48		
9							4,5-4,9	18		

[Eckert, 1967; Eckert, Sibaoka, 1968], обнаруживших относительно большую устойчивость длительности вспышки, в сравнении с другими характеристиками биолюминесценции. Наименее стабильным параметром вспышки оказалось в обоих случаях длительность фронта нарастания биолюминесценции импульса. При этом, при электрической стимуляции все характеристики светоизлучения ночесветки являются менее переменными, чем при химическом раздражении. Объяснение этого эффекта необходимо искать в механизме возникновения люминесцентной реакции ночесветки.

Действительно, скорость распространения потенциала действия от места раздражения по периферии цитоплазмы составляет $100 \text{ мкм} \cdot \text{мсек}^{-1}$ [Eckert, 1965 б]. Фронт световой эмиссии ночесветки движется вслед за распространением потенциала действия, за которым с интервалом в 1–3 мс следуют вспышки микроисточников. При химической стимуляции раздражение, вызывающее потенциал действия, наступает сразу в нескольких участках по всей периферии клетки. Это приводит к быстрой гибели организма и вызывает продолжительное его свечение, нередко переходящее к отмечаемому некоторыми исследователями [Гительзон и др., 1969] не импульсному свечению агонирующей клетки. Наложения на эти процессы погрешностей, вызванных возникновением механического возбуждения при введении химического вещества, сложностью дозировки раздражающих реагентов и трудностью контроля времени нанесения раздражения, приводят к отмеченной нами значительно большей переменности характеристик светоизлучения ночесветки при химической стимуляции.

С другой стороны, при электрической стимуляции раздражение носит более локальный характер и высвечивание ноктилюки происходит лучше сформированными импульсами, имеющими значительно меньшие временные параметры (в 2–3 раза) при меньшей амплитуде светоизлучения. Это говорит о зависимости характеристик биолюминесцентного ответа ночесветки от вида и параметров раздражения, а также о существовании в клетке значительных количеств субстрата, фракции которого могут расходоваться организмом отдельными порциями в ответ на очередное, не гибельное для него раздражение.

Изучение коэффициентов взаимной корреляции изучаемых характеристик биолюминесценции ночесветки показало (табл. 12), что при обоих видах стимуляции амплитуда ее светоизлучения с временными параметрами вспышки значимо не коррелирует. Наибольший уровень связи зарегистрирован между длительностью светоизлучения (I) и его временем спада ($I_{\text{сп}}$). При электрической стимуляции значительный коэффициент корреляции (r) обнаружен также между общей длительностью вспышки и временем ее нарастания ($I_{\text{фр}}$). Это является еще одним подтверждением спорности вывода о независимости формы биолюминесцентных сигналов ноктилюки от вида стимуляции [Eckert, 1965; Гительзон, Чумакова, 1968]. Последнее обстоятельство наряду с влиянием температуры на характеристики высвечивания ночесветки [Битюков, 1971 б], отсутствием суточного ритма ее биолюминесценции [Битюков, 1967, 1968], изменением характеристик светоизлучения у

организмов разного размера и сезонной изменчивостью реактивности биолюминесцентной системы ночесветки [Токарев, 1976, 1990] позволяет говорить о том, что биолюминесценция этого планктона имеет определенный экологический смысл.

Таблица 12. Коэффициенты взаимной корреляции параметров светоизлучения ночесветки, средние значения этих параметров (\bar{X}) и дисперсии (σ^2) при различных видах стимуляции.

Параметр	Электрическая стимуляция					Химическая стимуляция				
	A	$I_{\text{сп}}$	$I_{\text{фр}}$	I	$I_{0.5}$	A	$I_{\text{сп}}$	$I_{\text{фр}}$	I	$I_{0.5}$
A	1,0	0,11	0,24	0,22	0,07	1,0	0,31	0,20	0,40	0,33
$I_{\text{сп}}$	0,11	1,0	0,28	0,79	0,08	0,31	1,0	0,07	0,91	0,43
$I_{\text{фр}}$	0,24	0,28	1,0	0,56	0,01	0,20	0,07	1,0	0,19	0,08
I	0,22	0,79	0,56	1,0	0,16	0,40	0,91	0,19	1,0	0,46
$I_{0.5}$	0,07	0,08	0,01	0,16	1,0	0,33	0,04	0,08	0,46	1,0
\bar{X}	48,6	3,91	1,52	6,29	3,84	62,1	8,48	1,70	14,8	5,38
σ^2	14,6	1,24	0,74	2,40	0,88	23,6	3,38	1,23	7,14	1,04

3.1.2. Изменчивость характеристик светоизлучения морских копепод при различных видах раздражения

Как известно, для большинства морских организмов, в том числе и веслоногих (Copepoda, Crustacea), обладающих способностью излучать свет, отмечено отсутствие спонтанной биолюминесценции. Световая вспышка происходит только в ответ на различные виды внешнего раздражения – химического, электрического, механического, ультразвукового, термического и т. д. Относительно широкое освещение в современной литературе индивидуальных характеристик биолюминесценции тех или иных организмов предполагает синтез накопленных знаний и их сравнительный анализ. Однако использовать имеющиеся данные в большинстве случаев представляется затруднительным из-за разнообразия применяющейся аппаратуры и методики раздражения биолюминесцентных систем организмов. Поэтому сравнение параметров светоизлучения при разных видах стимуляции, определение характерных особенностей того или иного раздражения представляется актуальным.

Нами для сравнительного исследования характеристик биолюминесценции использованы химическое, электрическое и механическое раздражения. Химическая стимуляция достигалась добавлением в кювету с организмом 1 мл 30%-ного этанола. Электрическая стимуляция проводилась в кюветах выше описанной конструкции от электронного стимулятора, который подавал на электроды импульсы длительностью от 0,01 мс и напряжением до 160 В.

Эксперименты проводились в период рейсов НИС «Профессор Водяницкий» и «Академик Вернадский» в тропические районы Атлантики. В

опытах использовались половозрелые стадии копепод рода *Pleuromamma*, собранные и подготовленные к экспериментам по ранее используемым методикам [Битюков, Евстигнеев, 1982].

В результате выяснилось, что, как и в описанных выше опытах с *Noctiluca scintillans*, для копепод рода *Pleuromamma* существуют значимые различия не только в форме сигналов, но также в энергетических и временных параметрах светоизлучения при разных типах стимуляции. При этом процент высвечивания при химической и электрической стимуляциях у всех исследованных видов рода *Pleuromamma* приблизительно одинаков и колеблется от 40 до 93%, тогда как при механической стимуляции доля высветившихся организмов заметно ниже.

В зависимости от уровня, на котором измерялась продолжительность светоизлучения, находится и степень отличия в данных характеристиках при различных видах раздражения. Например, средняя длительность биолюминесценции *P. gracilis* при химической стимуляции составила более 1 с и превысила среднюю длительность свечения этого вида при электрической и механической стимуляциях в 2 и 7 раз соответственно, причем различия статистически достоверны при расчете по приближенному t-критерию. Общая продолжительность свечения *P. borealis* при химической стимуляции в 1,8 раза превышает ее же время свечения при электрической стимуляции, а для *P. indica* такое различие составляет 3,1 раза. Однако, для наиболее крупных видов зависимость обратная. Так, у *P. abdominalis* при химической стимуляции средняя длительность световых ответов соответствует 1 с, а при электрической – 1,7 с, у *P. xiphias* светоизлучение при электрической стимуляции почти в три раза продолжительнее и равно 1,4 с, тогда как длительность свечения при механическом раздражении близка к таковой (0,5 с) при химической стимуляции. Продолжительность светоизлучения *P. abdominalis* при механической стимуляции практически не отличалась от биолюминесценции при электрическом раздражении.

Полученные нами материалы по химической стимуляции биолюминесценции у *P. piseki* позволили сравнить их с данными электрической стимуляции. В табл. 13 представлены средние значения измеряемых в обоих случаях параметров биолюминесцентных сигналов и коэффициенты их вариации. Расчет по критерию Стьюдента показал, что достоверные различия существуют в значениях средних интенсивностей, общей выделенной энергии и числа пиков. При этом результаты, полученные при химической стимуляции, оказываются несколько выше таковых при электрической: интенсивность свечения выше на 27%, а энергия вспышек – на 47%. Число пиков в импульсе светоизлучения при электрической стимуляции в два раза меньше. Показатель формы сигнала при электрической стимуляции также отличается от такового при химической стимуляции: более крутой характер нарастания интенсивности, такое же ее резкое спадание и наличие, как правило, одного максимума интенсивности. При многовершинном ответе первый пик максимальный.

Таблица 13. Характеристики биолюминесцентных ответов у *P. piseki* (♂♀) при разных стимуляциях

Стимуляция	Статистические параметры	A, мкВт X см ⁻² X10 ⁻²	H, мкВт X см ⁻² X10 ⁻²	E, Дж X10 ⁻⁹	L, с	AL	N
Химическая	X	0,61	0,14	0,16	0,75	3,70	2,30
	V	0,68	0,81	1,25	0,81	0,76	0,60
Электрическая	X	0,57	0,11	0,11	0,70	4,10	1,20
	V	0,84	1,05	1,79	0,90	0,76	0,34

Аналогичные различия существуют для длительностей свечения на уровнях 0,1 и 0,5 амплитуды сигнала ($L_{0,1}$, $L_{0,5}$). Например, продолжительность свечения *P. gracilis* на данных уровнях максимальной амплитуды при химической стимуляции 1,01 и 0,46 с, при электрическом раздражении 0,68 и 0,29 с, а при механическом 0,17 и 0,05 с соответственно (рис. 15). Различия в длительностях биолюминесценции на уровне 0,9 амплитуды сигнала ($L_{0,9}$) менее отчетливы: они составляют при химическом раздражении 0,07, при электрическом 0,04 и при механическом 0,03 с. Однако наибольшие различия по-прежнему касаются химического и механического видов раздражения. У крупных видов *P. abdominalis* и *P. xiphias* различия в длительностях свечения на данном уровне регистрации отсутствуют. Длительность фронта нарастания ($L_{фр}$) сигнала наиболее велика при химическом раздражении и достигает, например, у *P. gracilis* 0,1 с и минимальна при механическом возбуждении, оказываясь в три раза меньше (рис. 14).

Наиболее существенные различия, однако, между исследованными типами стимуляции зарегистрированы в энергетических параметрах вспышки [Евстигнеев, 1986 б]. Средняя интенсивность свечения (H), максимальная при химическом раздражении для *P. gracilis* составляет $76,0 \times 10^{-4}$ мкВт·см⁻², а при электрической стимуляции – более чем в 5 раз ниже (рис. 16). При механическом раздражении интенсивность светоизлучения более чем на порядок ниже, чем при химической стимуляции. Близкие к данным соотношениям отмечено и у других видов. Например, у *P. abdominalis* интенсивность свечения при электрическом раздражении в 8, а при механическом почти в 40 раз ниже, чем при химическом. Для *P. xiphias* эти различия соответственно составили 6 и 15 раз. Аналогичные соотношения зафиксированы также в интенсивностях биолюминесценции на уровнях 0,1 и 0,5 амплитуды вспышки ($H_{0,1}$ и $H_{0,5}$). Так, у *P. gracilis* при химической стимуляции эти величины равны $105,0$ и $148,0 \cdot 10^{-4}$ мкВт·см⁻², при электрическом раздражении – $20,4$ и $36,9 \cdot 10^{-4}$ мкВт·см⁻², при механическом раздражении – $1,6$ и $3,7 \cdot 10^{-4}$ мкВт·см⁻², соответственно (рис. 15).

Амплитуда вспышки A и её энергия E являются наиболее характерными параметрами биолюминесценции *P. gracilis*, отчетливо отражающими специфику того или иного вида раздражения. При этом для всех остальных видов рода также характерны резкие градиенты в показателях амплитуды сигналов, вызываемых разными раздражителями. Общая энергия биолюми-

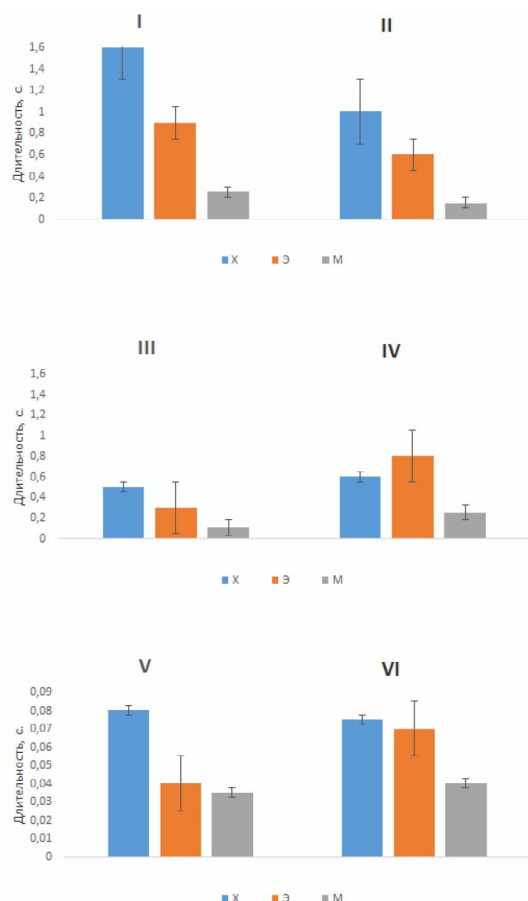


Рис. 14. Длительность единичной реакции светозлучения *P. gracilis*: I – общая, II – на уровне 0.1 амплитуды, III – на уровне 0.5 амплитуды, IV – спада, V – на уровне 0.9 амплитуды, VI – фронта при разных видах раздражения (X – химического, Э – электрического, М – механического).

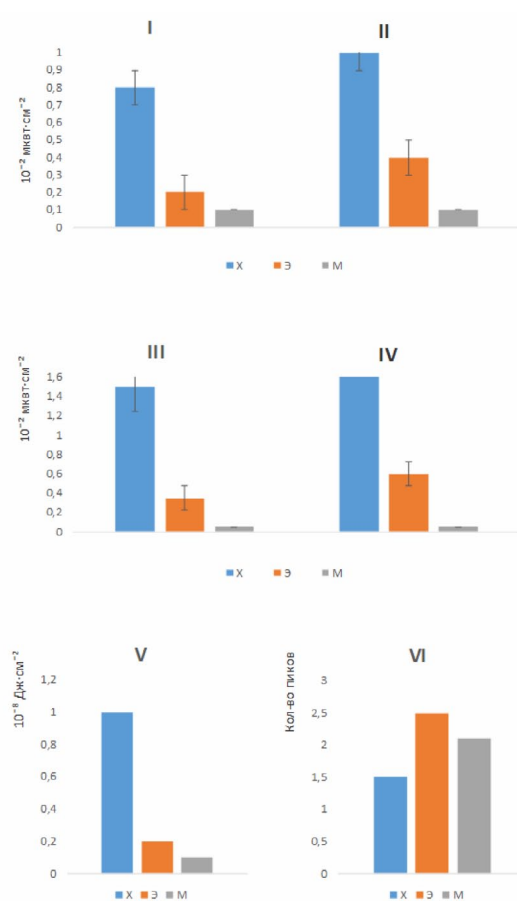


Рис. 15. Энергетические характеристики единичной реакции светозлучения *P. gracilis*: I – средняя интенсивность всплеск, II – интенсивность на уровне 0.1 амплитуды, III – интенсивность на уровне 0.5 амплитуды, IV – амплитуда, V – энергия, VI – количество пиков (X – химического, Э – электрического, М – механического)

несценции *P. gracilis* при химической стимуляции в 5 раз превышает соответствующий параметр при стимуляции током и более чем в 300 раз при механическом раздражении. Для *P. abdominalis* эти различия соответственно составляют 3 и 34 раза.

Указанные соотношения в энергии световых сигналов, вызываемых рассматриваемыми видами возбуждения, выявлены и у других видов рода и являются достоверными при уровне безошибочного суждения 95%.

Анализ формы всплеск, описываемых величиной $A \cdot L^{-1}$, также указывает на зависимость ее от вида раздражения. В экспериментах с копеподами при электрической стимуляции всплески островершинные и компактные во времени. Величина $A \cdot L^{-1}$ превышала примерно вдвое у *P. gracilis* соответствующий параметр при химической стимуляции. Близкое соотношение от-

мечено для всех исследованных видов. Форма вспышек при механической стимуляции занимает промежуточное положение, однако ближе по характеру к результатам электрического раздражения.

Таким образом, каждый тип раздражителя оказывает специфическое действие на характер извержения секрета. Однако механическое раздражение, являясь наиболее адекватным стимулятором, ближе по характеру вызываемого светоизлучения к параметрам электрического возбуждения. Общим является и то, что механическую и электрическую стимуляцию можно применять неоднократно для одного и того же организма. Так, при электрическом раздражении получено до 150 вспышек от одного организма в течение нескольких минут.

Химическое раздражение, как правило, вызывает гибель организма, что приводит лишь к частичному использованию светового секрета. Поэтому, используя этот вид стимуляции, невозможно определить действительную величину потенциальной световой энергии, содержащейся в активных гранулах органов биолюминесценции копепод [Евстигнеев, 1983].

Указанные черты параметров светоизлучения при использованных способах раздражения объясняются различиями в механизмах воздействия раздражителя на объект исследования. Длительность химических, электрических и механических стимулов является одним из компонентов специфики этих механизмов. Для подтверждения этого можно сравнить результаты химической стимуляции (длительное раздражение, приводящее к гибели животного) и данные стимуляции постоянным током при длительном времени его воздействия (табл. 14). Из приведенных материалов видно, что хотя различия в энергетических параметрах остались прежними, временные характеристики при длительном электрическом воздействии приблизились по своим значениям к таковым при химической стимуляции. В данном случае различие средних при определении всей длительности и длительностей свечения на уровнях 0,1; 0,5 и 0,9 амплитуды сигналов *P. gracilis*, а также времени фронта нарастания несущественно.

Таблица 14. Параметры биолюминесценции *P. gracilis* при воздействии химического реагента и электрического тока

Характеристика импульса		Вид раздражения	
		химический	электрический
Длительность, с	L	1,6±0,2	1,4±0,4
	L _{0,1}	1,6±0,1	1,0±0,4
	L _{0,5}	0,5±0,1	0,5±0,3
	L _{0,9}	0,1±0,01	0,1±0,08
	L _{сп}	0,6±0,07	1,1±0,4
	L _{фр}	0,1±0,01	0,2±0,2
Интенсивность, 10 ⁻² мкВт·см ⁻²	H	1,1±0,2	0,17±0,1
	H _{0,1}	0,7±0,1	0,5±0,2
	H _{0,5}	1,1±0,1	0,11±0,04
Энергия, 10 ⁻⁸ Дж	E	2,0±0,2	0,3±0,2
Количество пиков	N	1,7	1,78

Характерным признаком вспышек при химической стимуляции является большее число пиков, превосходящих 0,1 максимальной амплитуды сигнала, в сравнении с иными способами возбуждения биолюминесценции. Так, в среднем для электрической стимуляции *P. gracilis* их число равно $1,2 \pm 0,2$, а в случае химической $1,7 \pm 0,2$. При действии длительного электрического тока на организм число пиков возрастает до $1,78 \pm 0,2$, т. е. становится идентичным таковому при химической стимуляции.

Увеличение длительности биолюминесценции при более продолжительном времени воздействия на рецепторные системы биолюминесцентов раздражителя объясняет тот факт, что проглоченные организмы, например перидиней, продолжают светиться внутри хищника, ставя его в невыгодное положение [McAllister, 1961], что, в свою очередь, привело к пигментации пищеварительных трактов у некоторых пелагических планктонофагов. Эти факты свидетельствуют о коэволюционирующем характере развития хищников и их жертв [Porter, Porter, 1979].

Как показано выше, при механической стимуляции временные и энергетические характеристики свечения невелики (см. рис. 14 и 15). Невозможность определения истинного времени воздействия механических раздражителей на организм прямым путем не исключает использования косвенного метода, основанного на тесной корреляции между временем воздействия раздражителя и длительностью светоизлучения (коэффициент корреляции 0,83). По нашим данным, такое воздействие длится не более 3-5 мс в случае раздражения животного приведенным выше способом. При электрической стимуляции *P. gracilis* током той же длительности и интенсивностью $1,0 \text{ мА} \cdot \text{мм}^{-2}$ получили сходные характеристики светоизлучения для обоих видов раздражения.

Близкие значения параметров биолюминесценции при механической и электрической стимуляциях позволяют подобрать такие значения электро-стимулов, которые будут вызывать световые вспышки, идентичные вызываемым механически. Таким образом, легко дозируемый электрический вид раздражения может позволить изучать параметры биолюминесценции, имеющие место в нативных условиях. Данный вывод основывается на том, что биофизический механизм возникновения биолюминесценции во всех случаях один – деполяризация внешней мембраны рецепторов и генерация потенциала действия, вызывающего сокращение световых структур.

Таким образом, вид стимуляции (в нашем случае – химическая, механическая и электрическая) существенно влияет на форму (кинетику) вспышки, а также на временные и энергетические параметры светоизлучения морских копепод. Максимальные значения данных характеристик отмечены для химического раздражения и минимальные – для механического, причем это различие может составлять более порядка. Длительность воздействия стимула наиболее существенная характеристика раздражителя, влияющая на все параметры светового сигнала. Так, используя тесную корреляцию между длительностью воздействия электрического тока и продолжительностью свечения, а также одинаковые характеристики биолюминесценции *P. graci-*

lis при химическом воздействии и длительным электрическим установили длительность воздействия механического стимула на исследуемые организмы, равную 3 – 5 мс.

3.1.3. Вариабельность параметров свечения черноморских ктенофор при химической и механической стимуляциях

Параметры свечения свежевывловленных гребневиков *M. leidy* и *B. ovata* (35–40 мм длиной) исследовали у двух групп, подвергавшихся механической и химической стимуляциям. Механическая стимуляция выполнялась при помощи электромеханического устройства аппаратного комплекса «Свет», а химическая – при помощи химического реагента – 96% этанола. Исследуемыми параметрами светоизлучения являлись амплитуда и длительность вспышки.

Типичные световые сигналы *M. leidy* и *B. ovata* представляют собой ряд последовательных вспышек, зачастую накладывающихся друг на друга (рис.16 А и Б) [Машукова и др., 2008]. У мнемниопсиса можно выделить две составляющие: первая – постепенно возрастающее свечение со средней амплитудой и пологим фронтом нарастания и спада. На этом фоне выделяется вторая – резкие вспышки большой амплитуды, непродолжительные, быстро достигающие максимума и также быстро спадающие.

Сигнал *B. ovata*, как правило, более синхронен, в нём труднее выделить две вышеописанные составляющие. В ответ на механические стимулы берое формирует один или несколько интенсивных пиков с крутым фронтом нарастания и таким же фронтом затухания. В большинстве случаев несколько последовательных пиков отчётливо разделены небольшим временным интервалом и не сливаются друг с другом. В случае же применения химических стимулов интенсивность светоизлучения падает. При этом последовательные вспышки накладываются одна на другую, световой сигнал напоминает таковой сигнал *M. leidy*, отличаясь при этом более низкой интенсивностью.

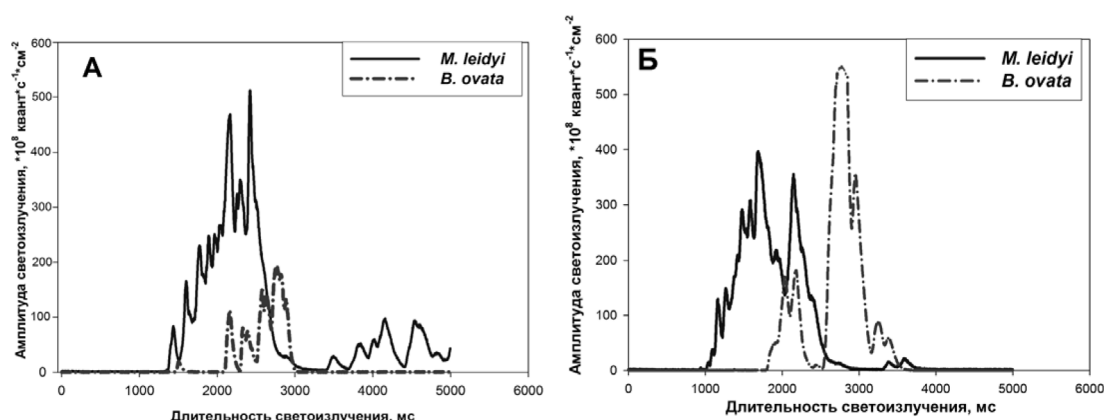


Рис. 16. Биолуминесцентные сигналы *Mnemiopsis leidy* и *Beroe ovata* при химической (А) и механической (Б) стимуляциях.

Характеристики светоизлучения *M. leidy* и *B. ovata* при механической и химической стимуляциях существенно отличаются (рис. 17 и 18). В результате химической стимуляции организмы демонстрировали серию ярких вспышек, перетекающих одна в другую, причём последующие вспышки по амплитуде сравнимы с первоначальной.

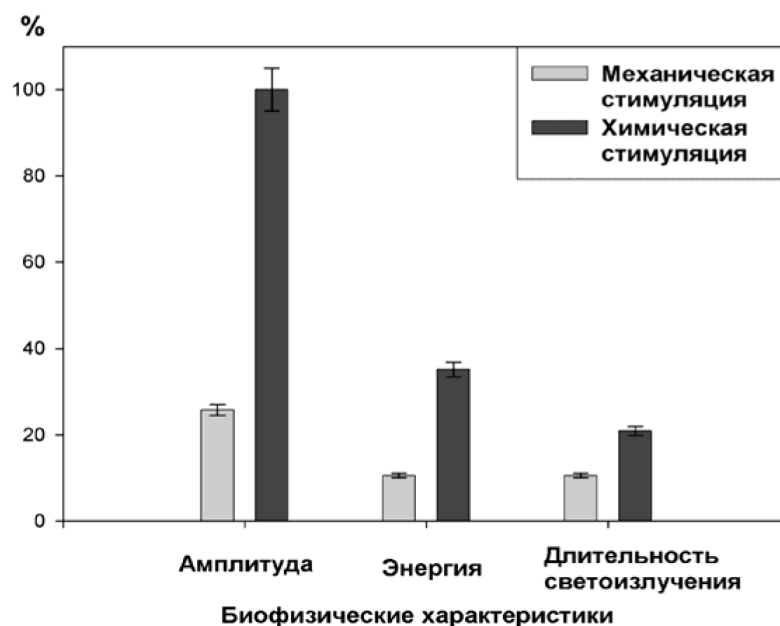


Рис. 17. Соотношение биофизических характеристик светоизлучения *M. leidy* при разных методах стимуляции.

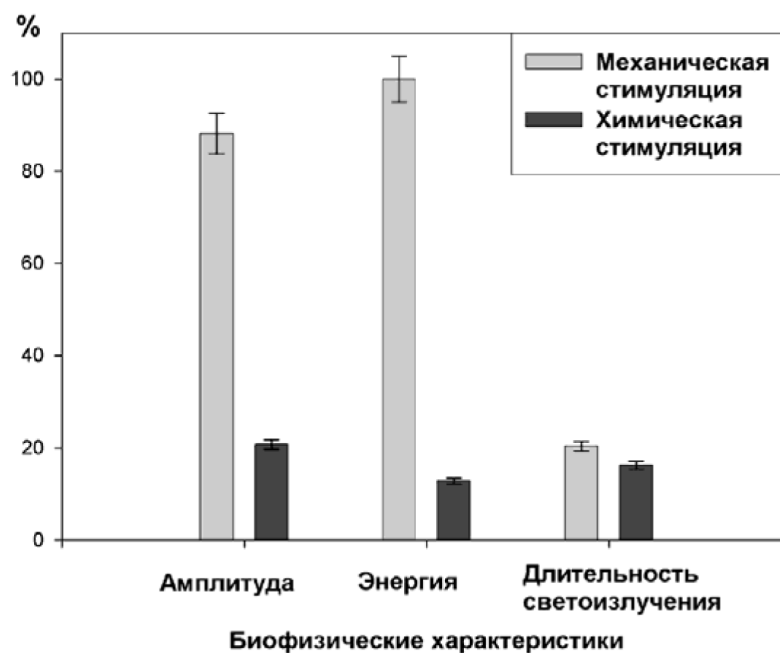


Рис. 18. Биофизические характеристики светоизлучения *B. ovata* при разных методах стимуляции.

Амплитуда светоизлучения мнемнопсиса составляла $1432,94 \pm 71,64 \cdot 10^8$ квант \cdot с $^{-1}$ \cdot см $^{-2}$ при достаточно большой длительности светоизлучения, достигавшей у отдельных особей до $3,69 \pm 0,18$ с (в среднем $3,48 \pm 0,17$ с). Длительность фронта нарастания составляла при этом 0,84 с, фронта спада 2,64 с ($p < 0,05$). При механическом типе стимуляции *M. leidyi* наблюдается более слабое светоизлучение, выражающееся в низких пиках амплитуды (до $545,75 \pm 27,28 \cdot 10^8$ квант \cdot с $^{-1}$ \cdot см $^{-2}$) и коротком биолюминесцентном сигнале ($2,89 \pm 0,14$ с). Длительность фронта нарастания при этом составляла 0,81 с, фронта спада – 2,08 с ($p < 0,05$). Таким образом, амплитудно-энергетические параметры биолюминесценции при химической стимуляции *M. leidyi* в 2,5 раза превышают таковые при механической стимуляции.

Длительность всплесков *B. ovata* при механической стимуляции на $0,14$ с превышают таковые у *M. leidyi* при данном типе стимуляции, составляя $3,03 \pm 0,15$ с. Однако при химической стимуляции более продолжителен сигнал у *M. leidyi*, превышающий на $1,01$ с таковой у *B. ovata*. Длительности фронта нарастания и спада *B. ovata* при механической стимуляции составляют $0,98$ и $2,05$ с, а при химической – $0,96$ и $1,51$ с ($p < 0,05$), соответственно.

Как известно, биолюминесцентный свет гребневиков дезориентирует зрячих хищников и отпугивает быстро движущихся крупных животных, способных повредить желеобразный светящийся организм ктенофор при случайном столкновении с ними. Поэтому защитная импульсная биолюминесценция гребневиков обычно возникает синхронно с двигательной реакцией испуга [Лабас, 1982; Лабас и др., 1982].

Вместе с тем, вполне вероятно допущение, что биолюминесценция гребневиков является средством их коммуникации. Так, наши визуальные наблюдения показали, что реакция механически потревоженной особи, как у *B. ovata*, так и *M. leidyi*, вызывает подражательное свечение других особей, находившихся поблизости. Подобное явление другие авторы наблюдали у гребневиков рода *Bolinopsis*, колониальных оболочников рода *Rugosoma* и др. [Лабас, 1976; Labas et al., 2002].

Различия в характеристиках светоизлучения гребневиков при разном способе стимуляции могут быть обусловлены также как разной чувствительностью организмов к тому или иному стимулу, так и различием механизмов их светоизлучения. Так, химическая стимуляция *M. leidyi* приводит к полному высвечиванию особей, заканчивающемуся их гибелью и изменяющему химизм самой реакции. Именно этим объясняются высокие показатели амплитуды и энергии светоизлучения при химической стимуляции. Механическая стимуляция *M. leidyi*, соответствующая по способу и интенсивности воздействия природным гидродинамическим стимулам, раздражает только часть механорецепторных клеток гребневиков, что не способствует его максимальному высвечиванию [Машукова, Токарев, 2015].

В отличие от *M. leidyi* при воздействии этилового спирта *B. ovata* не погибал, а высвечивался с меньшей интенсивностью. Аналогичную устойчивость к воздействию формалина демонстрировали даже личинки берое в экспериментах наших коллег [Арашкевич и др., 2001]. Предполагается, что

параметры светоизлучения *M. leidy* и *B. ovata* отражают особенности распространения раздражения по нервной системе гребневику. Так, первая составляющая в сигнале *M. leidy* отражает общее количество вовлечённых в процесс фотоцитов, при этом направление их светоизлучения может быть направлено в сторону от источника регистрации свечения ФЭУ. Вторая же составляющая отражает реакцию отдельных фотоцитов или же небольших групп фотоцитов, направленных непосредственно на ФЭУ.

Возбуждение в нервной системе у *B. ovata* передаётся быстрее. Возможно, это связано с образом жизни активного хищника и необходимостью при этом синхронно активировать локомоторно-сенсорную систему. *B. ovata* реагировал, в основном, на механическое раздражение и возможно, именно поэтому в природе при визуальном наблюдении *B. ovata* светится намного ярче, чем *M. leidy*.

Таким образом, в процессе проведённых экспериментов выявлены значительные различия в параметрах биолюминесценции динофлагелляты *Noctiluca scintillans*, копепод рода *Pleuromamma*, а также гребневику *M. leidy* и *B. ovata* при разных типах стимуляции их системы светоизлучения. С учётом различного филогенического уровня использованных в экспериментах организмов можно сделать вывод о всеобщей закономерности зарегистрированных явлений для планктонных организмов Мирового океана.

3.2. Изменение параметров светоизлучения планктонтов в онтогенезе

Изучение онтогенетической изменчивости параметров биолюминесценции планктонтов имеет важный биологический и экологический смысл, актуальный для понимания ряда важных закономерностей функционирования пелагических сообществ – распределения по различным слоям популяций одного вида, но разного возраста; происходящих в разное время и на различные расстояния онтогенетических миграций и т.д. [Виноградов, 1968, 1990]. Поэтому задачей авторов было продемонстрировать различие не только характеристик светоизлучения у организмов разного филогенического уровня в процессе онтогенеза, но и показать их причины, а также возможные следствия.

Влияние размеров ночесветки на характеристики ее светоизлучения исследовали с помощью химической стимуляции у организмов, разбитых на 6 размерных классов (0,25-0,33 мм; 0,34-0,41 мм; 0,42-0,50 мм; 0,51-0,59 мм; 0,60-0,68 мм и 0,69-0,76 мм). Каждая размерная группа была представлена 30 – 50 вариантами, что позволило провести статический анализ изучаемых характеристик: амплитуды высвечивания, длительности вспышки, энергии и мощности светоизлучения.

В результате проведенных экспериментов выяснилось, что при уровне значимости $\alpha = 0,05$ каждая третья группа отличалась от первой по амплитуде, длительности и энергии высвечивания, а каждая четвертая от первой – по

мощности [Евстигнеев, Токарев, 1985]. Так, перечисленные параметры биолюминесценции организмов размером 0,25 – 0,33 мм достоверно отличаются от этих характеристик у группы размером 0,42 – 0,50 мм, а последняя – от группы размером 0,60 – 0,68 мм. Таким образом, увеличение диаметра клетки на 0,15 – 0,20 мм сопровождается достоверным изменением вышеуказанных параметров генерируемого света. Выразив увеличение объема, площади поверхности и общей энергии биолюминесценции ночесветки в единицах прироста от первоначального уровня с увеличением размера клеток, получили близкое совпадение (рис. 19) в изменении энергии вспышек с изменением поверхности клеток, а не их объема. Указанная зависимость описывается степенной функцией вида:

$$Y = aX^b \quad (3.1),$$

где: Y – значение измеряемого параметра;
 $\langle a \rangle$ и $\langle b \rangle$ – коэффициенты;
 X – величина поверхности клетки (мм).

Наиболее высока корреляционная связь между интегральной энергией вспышки и поверхностью клетки, составляла 0,91 (таблица 15). Эти данные подтверждают вывод Р. Эккерта и Г. Рейнольдса (1965) о том, что органы светоизлучения локализируются исключительно в приповерхностном слое цитоплазмы ночесветки и согласуются с данными по изменению интенсивности биолюминесцентных вспышек одноклеточных водорослей в зависимости от фазы их роста и с увеличением размера клеток [Njus, Swift, 1979; Токарев, 1990]. Интересно, что обнаруженная связь между увеличением поверхности клеток и уровнем их высвечивания оказывается характерной и для интенсивности флуоресценции клеток [Александров и др., 1981; Сунгуров, 1985].

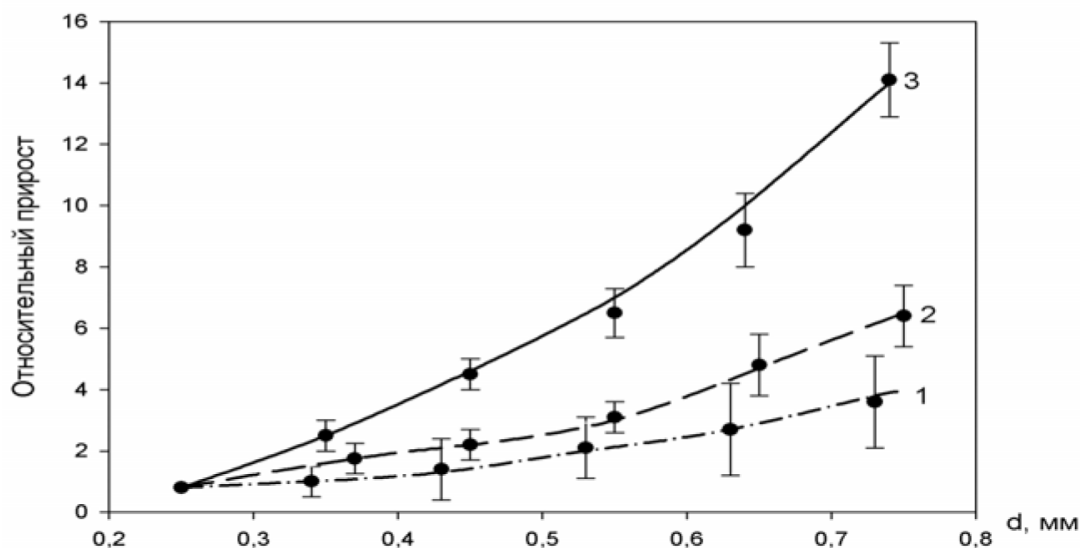


Рис. 19. Изменение энергии биолюминесцентных вспышек (1), поверхности (2) и объема клетки (3) с увеличением размеров ночесветки.

Таблица 15. Коэффициенты корреляции (r) и уравнения регрессии (a , b) зависимости исследованных параметров светоизлучения ночесветки от размеров поверхности ее клеток.

Параметр	r	a	b
Амплитуда	0,70	0,47	52,5
Мощность	0,67	0,79	18,6
Энергия	0,91	2,50	5,0
Длительность	0,64	0,72	13,5

Проведенный статистический анализ параметров светоизлучения ночесветки позволил спланировать дальнейшие исследования отдельных характеристик ее биолюминесценции в процессе индивидуального развития на клетках трех достоверно отличающихся размерных классов: мелких (0,2–0,4 мм), средних (0,5–0,6 мм) и крупных (0,7–0,8 мм). В частности, изучение некоторых временных характеристик биолюминесцентного импульса у ночесветки разных размеров проводилось на клетках указанных классов в весенне-летний период с использованием химической стимуляции.

В качестве основных временных параметров вспышки традиционно использовали (рис. 12) общую длительность светоизлучения, длительность фронта нарастания и продолжительность спада. Сравнение процента высветившихся организмов в различных размерных группах показало несколько большее число высвечиваний ночесветки с размером клетки 0,5–0,6 мм. При этом обнаружилось (табл. 16), что при существенных изменениях изучаемых характеристик биолюминесценции у клеток разного размера длительность фронта нарастания у всех классов размерных соотношений составляет около 9% от общей длительности высвечивания. В то же время доля длительности спада импульса биолюминесценции с увеличением размеров организмов ночесветки увеличивается от 80,5% у мелких клеток до 87% у крупных (табл. 16).

Постоянство доли фронта нарастания биолюминесцентной вспышки ночесветки при отмеченном увеличении амплитуды с возрастанием размеров клетки приводит к существенному увеличению крутизны светоизлучения крупных организмов (табл. 17). Следовательно, информационные возможности (количество информации, которое может быть передано в импульсе) биолюминесценции ночесветки возрастают с увеличением размеров клетки. С другой стороны, постоянство доли фронта нарастания вспышки светоизлучения ночесветки может служить «меткой» популяции и использоваться в экологических целях [Herring, 1990].

Влияние сезона на онтогенетическую вариабельность характеристик биолюминесценции ночесветки проводили, сравнивая параметры ее вспышки в весенне-летний период (май-июнь) и в период зимней депрессии (январь). Оказалось, что амплитуда и мощность биолюминесцентного излучения ночесветки в указанные сезоны отличаются незначительно (табл. 17). Вместе с тем, доля фронта нарастания вспышки в общей длительности светоизлучения, оставаясь постоянной величиной для всех размеров, составляет в зимний период уже около 20%. Ввиду этого, средняя крутизна биолюминесценции ночесветки зимой у организмов всех размерных групп ниже, чем в весенне-летний период (табл. 16).

Таблица 16. Временные характеристики биолюминесценции ночесветки разных размеров в весенне-летний период.

Размер клетки (мм)	Общая длительность (мс)		Фронт нарастания (мс)		Длительность спада (мс)	
	X	±x	X	±x	X	±x
0,2-0,4	460	60	44	12	360	52
0,5-0,6	570	57	52	11	470	61
0,7-0,8	640	70	59	11	550	57

Иными словами, реактивность люминесцентной системы ночесветки и информационные возможности ее светоизлучения в весенне-летний период существенно выше.

Таблица 17. Сезонная изменчивость характеристик биолюминесценции ночесветки разных размеров.

Размер клетки (мм)	Сезон	Параметры светоизлучения		
		Амплитуда $10^{-3}\text{мкВт}\cdot\text{см}^{-2}$	Крутизна $10^{-5}\text{мкВт}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{мс}$	Мощность $10^{-4}\text{мкВт}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{с}$
0,2-0,4	январь	$1,02\pm 0,17$	$2,84\pm 0,24$	$1,29\pm 0,02$
0,5-0,6	май	$1,15\pm 0,35$	$4,52\pm 0,12$	$1,43\pm 0,11$
0,7-0,8	январь	$1,65\pm 0,09$	$3,91\pm 0,08$	$2,40\pm 0,08$
0,2-0,4	май	$1,94\pm 0,29$	$5,64\pm 0,19$	$2,61\pm 0,12$
0,5-0,6	январь	$3,05\pm 0,21$	$5,03\pm 0,37$	$4,84\pm 0,09$
	май	$3,48\pm 0,44$	$7,15\pm 0,32$	$5,53\pm 0,18$

Четко выраженной онтогенетическая изменчивость характеристик биолюминесценции оказалась также у копепод, интенсивность которой увеличивается с возрастом организма (рис. 20). Так, средняя амплитуда высвечивания половозрелых форм *P. piseki* превышала интенсивность светоизлучения VI науплиальной стадии почти в 5 раз [Битюков, Евстигнеев, 1982]. Статистическая обработка показала, что различия в интенсивности биолюминесценции отдельных возрастных стадий являются достоверными при 0,1 уровне значимости. Коэффициенты корреляции между интенсивностью свечения и порядковым номером возрастной стадии для обоих видов составили: для *P. gracilis* – 98% и для *P. piseki* – 95%. Для *P. piseki*, представленной в наших экспериментах, в том числе, и науплиальными стадиями, возрастные изменения интенсивности светоизлучения могут быть описаны уравнением вида:

$$y = 0,004 + 0,018x \quad (3.2),$$

где: y – средняя энергия высвечивания ($\text{мкВт}\cdot\text{см}^2$),
 x – номер стадии.

Нумерация в данном случае начинается от VI науплиальной стадии, на которой появляется способность к биолюминесценции. Коэффициент регрессии достоверен на 0,1 уровне значимости.

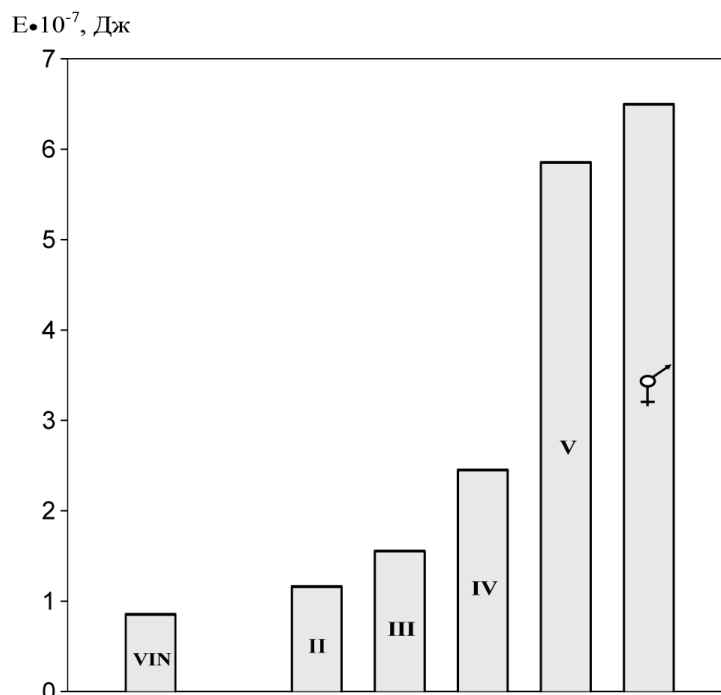


Рис. 20. Энергия биолуминесцентных вспышек различных возрастных стадий копеподы *Pleuromamma piseki*.

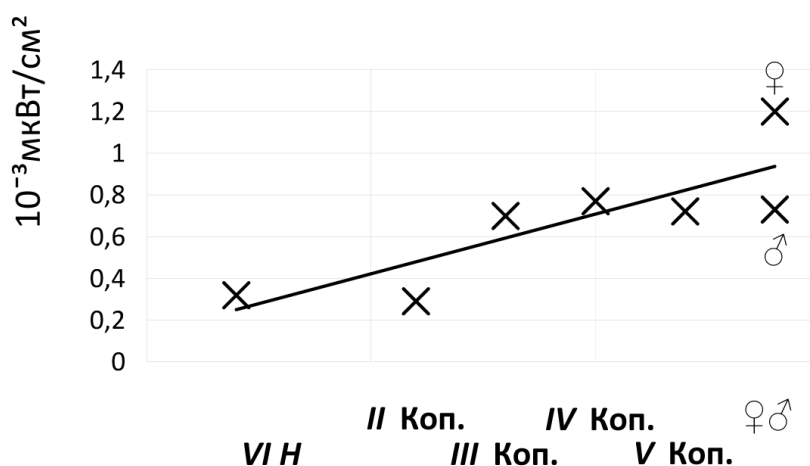


Рис. 21. Изменение интенсивности биолуминесценции в ряду: науплиус – копеподит – взрослый организм *P. piseki*.

Несомненно, что интенсивность вспышек зависит от количества секрета, выбрасываемого в момент раздражения. Содержание секрета увеличивается с возрастом и, следовательно, с увеличением линейных размеров и массы тела. Изменение интенсивности биолуминесценции в ряду науплиус – копеподит – взрослый организм коррелирует с изменением линейных размеров (рис. 21). Следует отметить, что значения размеров тела для каждой стадии получены расчетным путем [Макарова, 1974].

В онтогенезе также изменяется число биолюминесцентных ответов при непрерывной стимуляции током. Например, если у II копеподитных стадий их в среднем 2, то у взрослых самок – 14, а у самцов – 10. Этот факт также подтверждает вывод об увеличении количества фотогенного вещества в онтогенезе, что обеспечивает, во-первых, возрастание эффективности разовой реакции светоизлучения и, во-вторых, способность к ответным реакциям биолюминесценции при более частых раздражениях [Евстигнеев, 1982].

Подсчет числа пиков, приходящихся на один световой ответ организма, показывает, что с возрастом их количество уменьшается. Такие различия между разными стадиями статистически достоверны на 0,1 уровне значимости. Низкое число пиков у VI науплиальной стадии связано, возможно, с меньшим количеством органов свечения. Аналогичный анализ амплитуды и длительности высвечивания обнаруживает, что амплитуда всплеск в онтогенезе *Pleuromamma piseki* возрастает и наиболее высока у половозрелых организмов, хотя длительность всплеск остается на прежнем уровне (табл. 18).

В процессе индивидуального развития происходит формирование механизма биолюминесценции, при котором все большая интенсивность высвечивания укладывается в одни и те же временные интервалы. Многовершинность светового импульса обусловлена порционностью извержения секрета [Рудяков, 1967; Крылов, 1969]. Поэтому можно предполагать, что наличие нескольких максимумов в процессе высвечивания обусловлено разновременным выбросом секрета из желез в момент раздражения животного. Число максимумов свечения у взрослых организмов наименьшее, что, по-видимому, надо рассматривать как следствие онтогенетического развития в характере светоизлучения [Евстигнеев, 1982].

С экологической точки зрения представляется, что именно данный ход высвечивания наиболее целесообразен. Если предполагать, что смысл биолюминесценции у веслоногих заключается в сигналах тревоги, предостережения, маскировки или ослепления [Burkenroad, 1943; Nicol, 1960; Tett, Kelley, 1973], то в любом из этих случаев концентрация светового сигнала и его реализация в самый короткий срок наиболее выгодны. При многовершинности импульсов и растянутости их во времени организм демаскирует себя.

Как энергетический процесс, биолюминесценция, несомненно, играет роль в общем балансе энергии организмов, однако, какова действительная роль процессов генерации света в общем балансе энергии организма, выяснено лишь у бактерий [Гительзон и др., 1969; Фиш и др., 1979]. Выяснилось, в частности, что амплитуда импульса отличается у разных видов копепод рода *Pleuromamma*, а его продолжительность изменяется в процессе онтогенеза, варьируя от 0,1 до 3 с. Не менее контрастны различия в интегральной энергии всплеск между видами этого рода (рис. 22). Так, у видов *P. gracilis* и *P. pisceki* энергия высвечивания превышает таковую у *P. robusta* и *P. xiphias* более чем в 35 раз [Битюков, Евстигнеев, 1982].

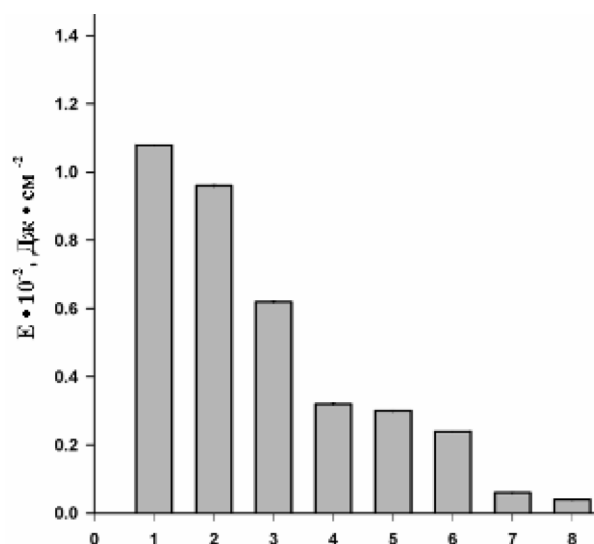


Рис. 22. Различия в интегральной энергии вспышек между видами рода *Pleuromamma*: *Pleuromamma gracilis* (1), *P. piseki* (2), *P. borealis* (3), *P. abdominals* (4), *P. quadrangulata* (5), *P. indica* (6), *P. xiphias* (7) и *P. robusta* (8).

Таблица 18. Характеристики биолюминесцентных ответов при одиночных электрических раздражениях различных возрастных стадий *Pleuromamma piseki*.

Пол	L (с)		А, мкВт X см ⁻² X X10 ⁻²		Н, мкВт X см ⁻² X X10 ⁻²		Е, Дж X10 ⁻⁹	
	X	V	X	V	X	v	X	V
♀	0,75	0,90	0,64	0,78	0,11	0,87	11,04	1,74
♂	0,60	0,95	0,52	0,89	0,08	0,75	7,11	1,52
Vc	0,82	0,58	0,57	0,59	0,08	0,61	7,00	0,72
IVc	1,28	0,90	0,53	0,71	0,08	0,52	10,23	0,98
IIIc	1,40	0,98	0,52	0,82	0,07	0,30	9,34	0,91
IIc	0,50	0,55	0,32	0,80	0,03	0,49	1,84	0,67
VIN	2,25	0,71	0,11	0,79	0,03	0,54	1,05	0,82

Нами определены величины всей выделенной при многократных стимуляциях световой энергии разных стадий *P. piseki*, выраженной в калориях. При сравнении полученных результатов с данными Е. В. Павловой [1975] по тратам на энергетический обмен близкого к *P. piseki* вида *P. gracilis* выяснилось, что суммарная потенциальная энергия световых желез *P. piseki* составляет лишь 10⁻⁵⁰% массы тела, кал, и 10⁻⁴⁰% величины ее суточных пищевых потребностей при смешанной пище. Таким образом, столь заметный внешний эффект свечения у *P. piseki* требует ничтожной доли энергии, отсюда легко объяснить и быстрое восстановление способности к биолюминесценции после истощения запасов активных гранул в органах свечения. Нетрудно посчитать, что в отдельных вспышках выделяется еще на порядок меньшая энергия. Открытым остается вопрос о том, сколько раз в процессе онтогенеза организм способен восстанавливать запас фотогенного вещества при его трате и насколько часто функционируют органы биолюминесценции.

Интересно, что эколого-функциональные характеристики, в том числе параметры свечения ктенофор на стадиях онтогенеза, до настоящего времени не были исследованы. Это потребовало проведение серии экспериментов по изучению зависимости биолюминесценции гребневиков от их размеров (длины и массы тела) на разных стадиях развития организма, а также их физиологического состояния при репродукции [Машукова и др., 2010]. Оказалось, что амплитудно-временные показатели вспышек зависят от количества секрета, выбрасываемого в момент раздражения животного. Таким образом, амплитуда и длительность биолюминесцентных сигналов гребневиков напрямую зависят от размера и, следовательно, от сырой массы (рис. 23 и 24) исследуемого организма: $A, L = f(W)$.

Так, амплитуда светоизлучения *M. leidy* (рис. 23) с сырой массой $0,52 \pm 0,026$ г при механической стимуляции составляет $1,32 \pm 0,06 \cdot 10^8$ квант \cdot с $^{-1}$ \cdot см $^{-2}$, при химической – $3,55 \pm 0,17 \cdot 10^8$ квант \cdot с $^{-1}$ \cdot см $^{-2}$, а у организмов с сырой массой $42,03 \pm 2,10$ г – $767,56 \pm 42,21 \cdot 10^8$ квант \cdot с $^{-1}$ \cdot см $^{-2}$ и $1016,93 \pm 50,84 \cdot 10^8$ квант \cdot с $^{-1}$ \cdot см $^{-2}$ соответственно. Длительность светоизлучения (рис. 24) наименьших по размерам организмов (с сырой массой $0,0073 \pm 0,00036$ г) при механической стимуляции составляет $0,79 \pm 0,03$ с, при химической – $0,94 \pm 0,047$ с, однако у гребневиков с сырой массой $3,69 \pm 0,18$ г длительность сигнала при обоих видах стимуляции возросла в 2–2,5 раза ($p < 0,05$). По мере увеличения размеров и, следовательно, массы гребневиков длительность светоизлучения возрастает и достигает максимальных показателей у самых крупных особей с сырой массой $42,03 \pm 2,10$ г – $3,23 \pm 0,15$ с при механической стимуляции и $3,35 \pm 0,16$ с – при химической.

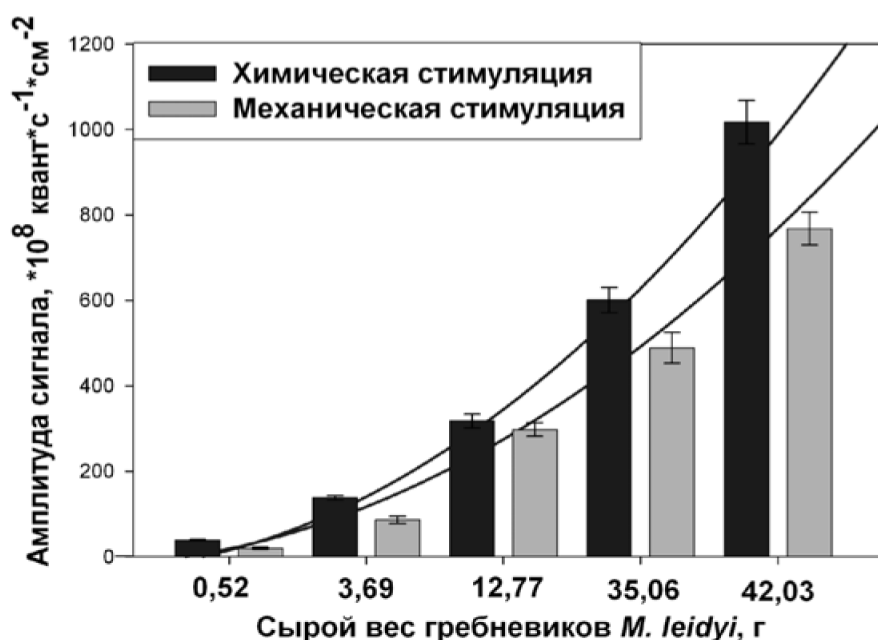


Рис. 23. Зависимость амплитуды светоизлучения *M. leidy* от сырой массы тела при механической и химической стимуляциях.

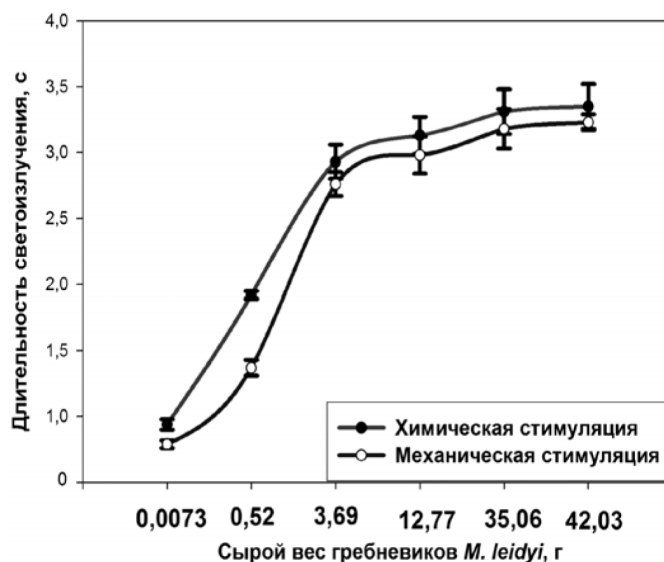


Рис. 24. Зависимость длительности светового сигнала *M. leidy* от сырой массы тела при механической и химической стимуляциях.

Результаты наших исследований показали, что характеристики свечения гребневиков значительно изменяются на разных стадиях развития (рис. 25, табл. 19). При этом наиболее интенсивная биолюминесценция наблюдается у половозрелых особей со зрелыми гонадами, амплитудно-временные характеристики которых достигают максимальных значений: амплитуды до $470,98 \pm 23,54 \cdot 10^8$ квант \cdot с $^{-1}$ ·см $^{-2}$, и длительности сигнала – до $3,93 \pm 0,19$ с. Амплитуда светового сигнала половозрелых особей в 3 раза, а энергия сигнала в 2 раза ($p < 0,05$) превышает аналогичные характеристики гребневиков контрольной группы одноразмерных ктенофор на ранней стадии развития гонад. Длительность светового сигнала у данных групп гребневиков также существенно отличается. Так, продолжительность светового сигнала половозрелых особей на 1,18 с превышает таковую у организмов в контроле. Наиболее слабое свечение отмечено у яиц гребневиков (табл. 19), выражающееся в низких амплитудах (менее $0,39 \pm 0,019 \cdot 10^8$ квант \cdot с $^{-1}$ ·см $^{-2}$), малой длительности биолюминесцентного сигнала – до $0,45 \pm 0,02$ с. Длительности сигналов личинок в 2 – 3 раза превышали аналогичные параметры у яиц.

Таблица 19. Изменение основных характеристик биолюминесценции *M. leidy* в онтогенезе.

Стадия онтогенеза	Размер (мм)	Амплитуда, 10^8 квант \cdot с $^{-1}$ ·см $^{-2}$		Длительность, с	
		1	2	1	2
Контроль	40	112,2 \pm 5,6	144,18 \pm 7,2	2,39 \pm 0,12	2,75 \pm 0,13
Половозрелые особи со зрелыми гонадами	40	426,5 \pm 21,2	471,0 \pm 23,5	3,28 \pm 0,16	3,93 \pm 0,19
Яйца	0,40	0,39 \pm 0,02	0,89 \pm 0,04	0,45 \pm 0,02	0,76 \pm 0,03
Личинки	0,30	1,44 \pm 0,08	3,13 \pm 0,15	1,33 \pm 0,07	1,86 \pm 0,11

Примечание: 1 – механическая стимуляция; 2 – химическая стимуляция

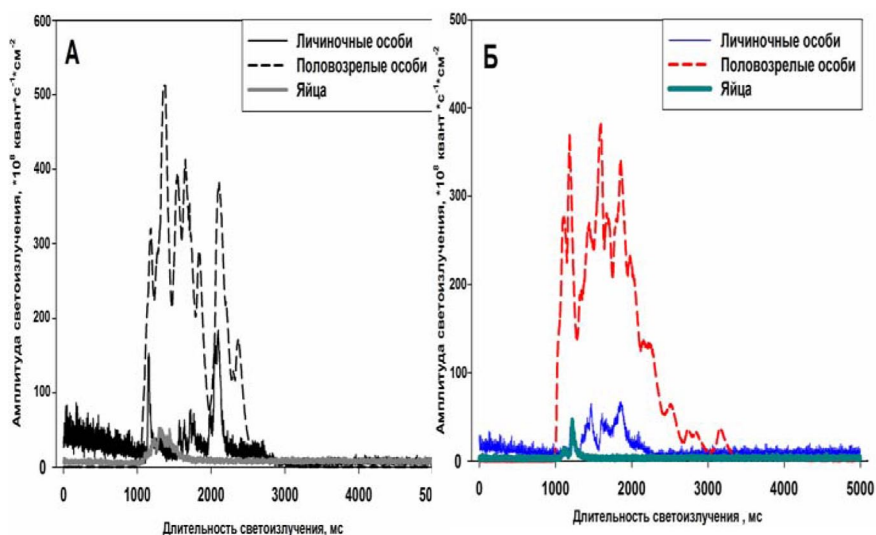


Рис. 25. Свечение гребневиков *M. leidyi* на разных стадиях онтогенеза при химической (А) и механической (Б) стимуляциях.

При изучении вариабельности биофизических характеристик светозлучения *M. leidyi* в зависимости от стадии репродукции организмов (рис. 26 и 27) мы установили, что наиболее чувствительным показателем биолуминесценции оказалась амплитуда световых сигналов (рис. 26), максимальные значения которой зафиксированы у группы гребневиков с кладкой яиц, которые в 2 – 3 раза ($p < 0,05$) превышали интенсивность светозлучения половозрелых особей (контроль).

Вместе с тем, при сравнении биолуминесценции у гребневиков после нереста и находившихся в контроле половозрелых особей на поздних стадиях развития установлено, что амплитуда светозлучения контрольной группы в 14 раз превышала таковую у отнерестившихся особей.

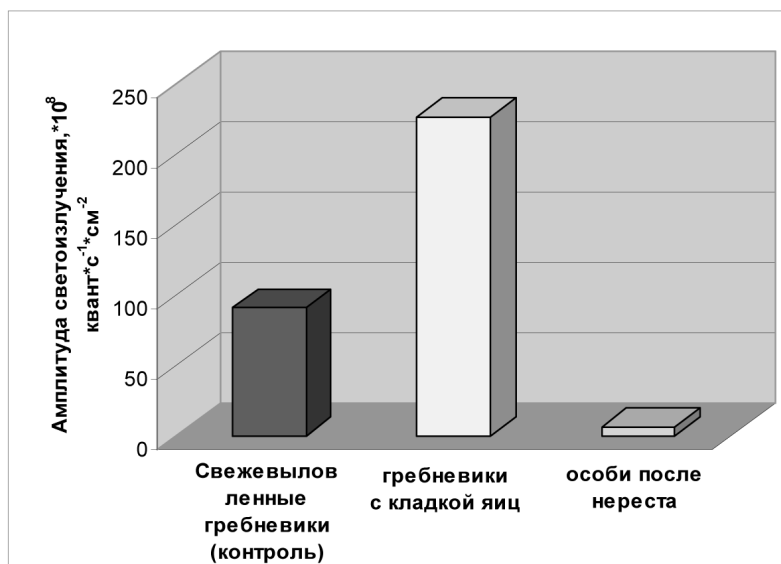


Рис. 26. Амплитуда биолуминесцентного сигнала *M. leidyi* в период размножения.

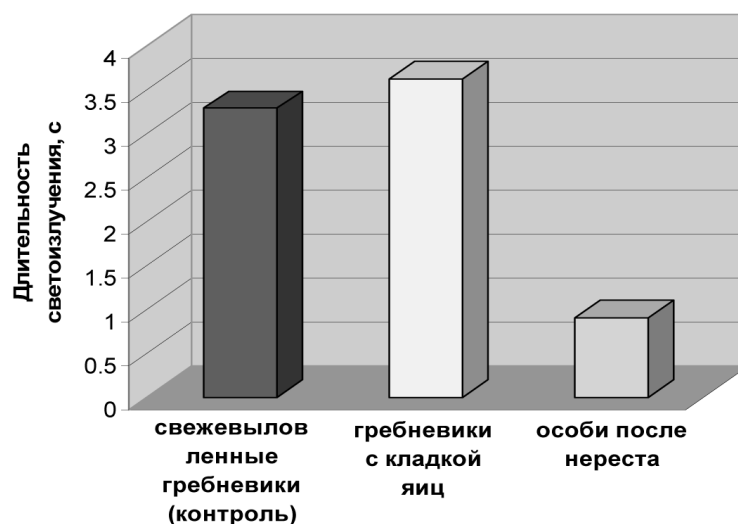


Рис. 27. Длительность светоизлучения *M. leidy* в период размножения.

Длительности сигналов у гребневиков с кладкой яиц и контрольных экземпляров (рис. 27) практически не отличались, составляя от 3,28 до 3,62 с, однако в 3,5 раза превышали таковые у отнерестившихся особей, время светоизлучения которых наименее продолжительное – до $0,90 \pm 0,045$ с.

Как следует из результатов экспериментов, биolumинесценция присуща *M. leidy* на всех стадиях индивидуального развития, но со значительными изменениями её параметров в процессе онтогенеза.

Необходимо подчеркнуть, что наши исследования были проведены с июля по сентябрь в период размножения гребневиков, максимум которого у *M. leidy* приходится на август [Романова и др., 1991]. При этом в период интенсивного роста и размножения, когда биомасса кормового зоопланктона не может обеспечить потребности на поддержание и воспроизводство популяции ктенофор, те испытывают дефицит в пище [Финенко и др., 1995; Цихон-Луканина и др., 1991]. По этой причине возрастание численности мнемииопсиса в период размножения сопровождается снижением его среднеиндивидуальной массы, прежде всего, в связи с уменьшением в популяции доли крупноразмерных особей [Хорошилов, 1993]. В период данных исследований в пробах зоопланктона наблюдалось преобладание молоди, яиц и личинок гребневиков.

Известно, что на жизнедеятельность и биolumинесцентные характеристики ктенофор существенное влияние оказывает трофический фактор [Машукова и др., 2008 а; Машукова, Токарев, 2009; Mashukova, Tokarev, 2013]. Так, по нашим данным, свеживыловленные гребневики с наполненными желудками в среднем через 6 ч давали яйца. Однако в отсутствие кормления развития зародышей не происходило, и те погибали, не достигнув личиночной стадии. В лабораторных условиях при наличии достаточной обеспеченности пищей гребневики близки к условиям тех особей *in situ*, которые приурочены к местам массового скопления зоопланктона, так называемым «пятнам», где трофические условия наиболее благоприятны [Финенко и др., 1995; Ци-

хон-Луканина и др., 1991]. В преднерестовый период гребневик готовится к размножению, накапливает необходимые для этого органические вещества и содержит довольно большой энергетический потенциал, включающий как собственный, так и яиц. Именно в данный период наблюдаются наиболее высокие амплитудно-энергетические параметры их биолюминесценции.

Визуальные наблюдения за поведением гребневиков в период их нереста показали, что особи после оплодотворения становятся менее подвижными, некоторые оседают на дно. Данное поведение идентично таковому *in situ*, когда нерест гребневиков не только сказывается на их двигательной активности, но и в некоторых случаях вызывает гибель особей [Хорошилов, 1993].

По данным некоторых исследователей, органические потери у гребневиков при вымете яиц могут составлять до 6,9 % от $C_{\text{орг}}$ тела [Заика, Сергеева, 1990]. Между тем, суточные траты на обмен у гребневика с массой тела в 25 г при 26° С оцениваются в 5,6% от $C_{\text{орг}}$ тела [Аннинский, Аболмасова, 2000]. Иными словами, потеря вещества с половыми продуктами вполне сопоставима с тратами организма на дыхание. Это указывает на доминирование генеративной стратегии метаболизма у гребневиков и объясняет сопутствующее замедление его роста в репродуктивный период [Аннинский и др., 2007]. Поскольку биолюминесценция тесно связана с дыхательной цепью и биохимическими процессами, происходящими в организмах [Гительзон и др., 1969; Токарев, 2006], вполне обосновано, что значительное изменение функционального состояния и обмена веществ гребневиков при репродукции отражается в наблюдаемых низких показателях биолюминесценции у отнерестившихся особей по сравнению с контролем.

Выявленные нами различия в параметрах биолюминесценции гребневиков на разных стадиях онтогенеза могут быть объяснены также изменениями их биохимического состава в процессе индивидуального развития. Поскольку белок имеет промежуточную степень окисленности между углеводами и липидами [Anninsky et al., 2005; Clarke et al., 1992], суммарное содержание ОВ в теле *M. leidy* рассчитывают только по составу белка с использованием альбумина в качестве стандарта [Аннинский, Губанова, 1998].

Так, по данным Б.Е. Аннинского с коллегами [Аннинский и др., 2007], состав органического вещества (ОВ) у яиц и личинок значительно отличается от такового у половозрелых особей. В частности, содержание $C_{\text{орг}}$ в яйцах *M. leidy* составляет только 0,25 мкг·мг⁻¹, а в теле 2-суточных личинок размером 0,26 – 0,30 мм – уже $25,1 \pm 8,3$ мкг·мг⁻¹ сырого вещества [Аннинский и др., 2007]. В связи с тем, что запасы ОВ обеспечивают раннее выживание личинок и максимальный темп роста при минимальном обмене, более яркое высвечивание личинок по сравнению с яйцами гребневиков объясняется, на наш взгляд, большим содержанием органического вещества у личинок.

Другой причиной отмеченной нами вариабельности характеристик свечения гребневиков в онтогенезе может быть изменение количества и цитологической зрелости фотоцитов у развивающихся особей. Так, на ранних стадиях развития гребневиков, когда у организмов начинается рост мерца-

тельных гребных пластинок, наблюдается увеличение цитологической зрелости фотоцитов, а на более поздних стадиях, когда эмбрионы начинают питаться, – увеличение количества фотоцитов [Shimomura, 2006].

Различия в параметрах биолюминесценции гребневиков при увеличении длины их тела и массы могут быть также обусловлены особенностями биохимического состава ктенофор, зависящего от спектра их питания. Белок в теле гребневиков является доминирующим окисляемым субстратом, а его доля в ОВ ктенофор составляет 80 – 85% [Аннинский, 1994 а, б]. Соотношение концентраций свободных аминокислот и белка максимально у мелких особей, метаболизм которых отличается повышенной активностью, и минимально у крупных организмов. В липидах преобладают фракции, характерные для клеточных мембран: фосфолипиды составляют $35,7 \pm 9,6\%$ от общих липидов. Однако у более крупных организмов наблюдается тенденция к повышению количества восков и эфиров стерина. Например, их содержание составляло $4,0 \pm 3,6$; $5,5 \pm 3,2$ и $7,1 \pm 4,0 \%$ у гребневиков с размерами 10 – 20, 21 – 30 и 31 – 50 мм, соответственно [Аннинский, 1994 а]. В углеводах доминировал гликоген, содержание которого несколько возрастало с увеличением размеров гребневиков и составляло 25 ± 4 ; 28 ± 5 и 36 ± 12 мкг·г⁻¹ при длине тела до 10, 11 – 20 и 31 – 50 мм, соответственно [Аннинский, 1994 б]. Таким образом, на изменение параметров биолюминесценции гребневиков оказывает влияние как белково-липидный, так и углеводный обмен.

Наконец, по мере развития организмов отмечено увеличение количества фотопротеина в тканях фотоцитов у взрослых особей и концентрации субстрата биолюминесцентной реакции – люциферина, что сказывается на усилении биолюминесцентной активности у взрослых ктенофор [Shimomura, 2006]. Поэтому, вполне объяснимо, что квантовый выход биолюминесценции ктенофор минимален на ранних стадиях развития организмов и максимален – на поздних.

Учитывая ферментативную природу биолюминесцентной реакции, вполне допустимо предположить, что изменение скорости ферментативных процессов сказывается на длительности биолюминесцентных сигналов. Действительно, максимальная скорость биолюминесценции наблюдается у мелких особей, ферментативная активность которых выше и, соответственно, длительность сигналов более короткая. У взрослых особей наблюдается снижение метаболизма и связанное с ним уменьшение ферментативной активности люциферазы, что сказывается на более продолжительном светоизлучении.

Исследования изменчивости параметров биолюминесценции в онтогенезе *B. ovata* проводились в период размножения гребневиков – с сентября по ноябрь, максимум которого у *B. ovata* наблюдается в октябре [Арашкевич и др., 2001; Финенко и др., 2000]. С середины сентября по октябрь в зоопланктонных пробах преобладали молодь, яйца и личинки берое. Результаты экспериментов показали, что значения амплитуды, энергии и длительности биолюминесцентных сигналов *B. ovata*, так же, как и *M. leidyi*, зависят от размера исследуемого организма (рис. 28 и 29) и значительно отличаются при механической и химической стимуляции [Токарев и др., 2008].

Так, интенсивность светоизлучения *B. ovata* (рис. 28) первой размерной группы (с массой тела $0,06 \pm 0,003$ г) при механической стимуляции в 2 раза превышает таковую при химической, составляя $(11,39 \pm 0,56) \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻².

Наиболее короткие сигналы светоизлучения (0,46 с – при механической и 0,94 с – при химической стимуляции) зарегистрированы у мелкоразмерных гребневиков с массой тела 0,06 г (рис. 29). С увеличением массы тела длительность светоизлучения гребневиков возрастает от 1,44 до 2,37 с. Длительности сигналов наиболее крупных особей со средней массой $19,53 \pm 0,97$ г при обоих видах стимуляции максимальны и достигают $3,79 \pm 0,17$ с, что в 2 – 2,5 раза ($p < 0,05$) превышает таковые мелких особей.

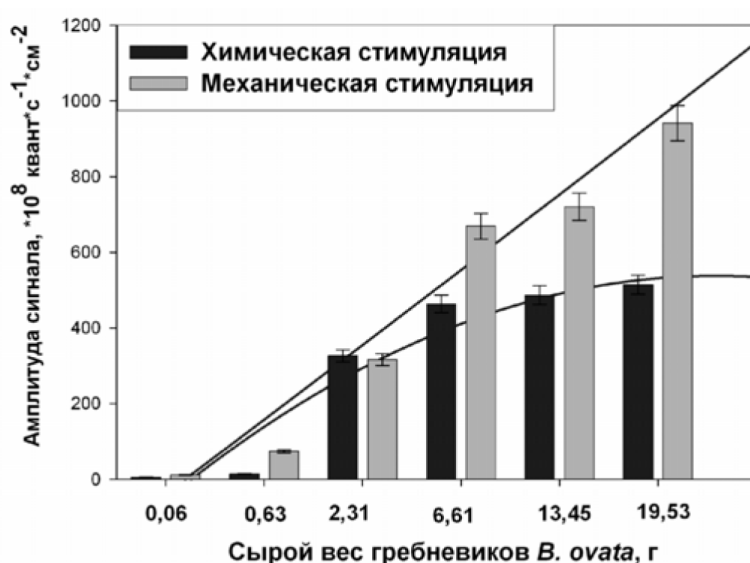


Рис. 28. Амплитуда светоизлучения *B. ovata* в зависимости от сырой массы тела особей при механической и химической стимуляциях.

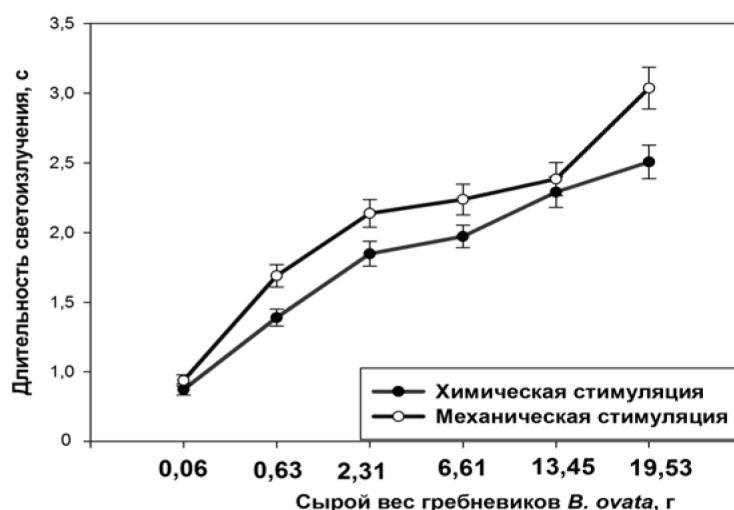


Рис. 29. Длительность светоизлучения *B. ovata* в зависимости от сырой массы тела при механической и химической стимуляциях.

Для исследования влияния состояния репродуктивной системы гребневики *B. ovata* на характеристики их биолюминесценции выловленных из моря особей (длиной 45 – 50 мм) разделяли на 3 группы. Первую группу составили свежесловленные гребневики с гонадами на ранней стадии развития, они служили контролем и высвечивались после 2-часовой адаптации в фильтрованной воде. Вторая группа – это гребневики с кладкой яиц, образовавшейся в лабораторных условиях после экспериментального кормления. До начала измерения характеристик биолюминесценции гребневики этой группы содержали в течение 5 ч поодиночке в 5 – литровых ёмкостях, в которые вносили по одному мнемииопсису (L= 35-40 мм) на каждую особь берое. Через 1-2 сут после кормления у берое формируются кладки яиц, готовые к вымету. Вторую группу гребневики высвечивали непосредственно после формирования у них кладки. Третья группа берое состояла из особей после вымета яиц. Этих гребневики предварительно содержали в условиях, аналогичных таковым второй группе до созревания кладки и выметывания яиц. Характеристики биолюминесценции гребневики третьей группы регистрировали непосредственно после их нереста. Как следует из результатов экспериментов (рис. 30), максимальные значения амплитуды световых сигналов наблюдались во второй группе гребневики (с кладкой яиц), в 2 – 3 раза ($p < 0,05$) превышающие интенсивность светоизлучения свежесловленных особей (контроль). Однако при сравнении амплитуды светоизлучения у гребневики в контроле и после нереста установлено, что у особей контрольной группы она в 3 раза превышает таковую у отнерестившихся особей при механической и в 4 раза при химической стимуляции [Tokarev et al., 2012].

Длительности светоизлучения у гребневики с кладкой и в контроле практически не отличались, составляя соответственно 2,27 и 2,49 с, однако в 1,5 раза превышали таковые у отнерестившихся особей, время светоизлучения которых наименее продолжительное – до $1,51 \pm 0,07$ с. После

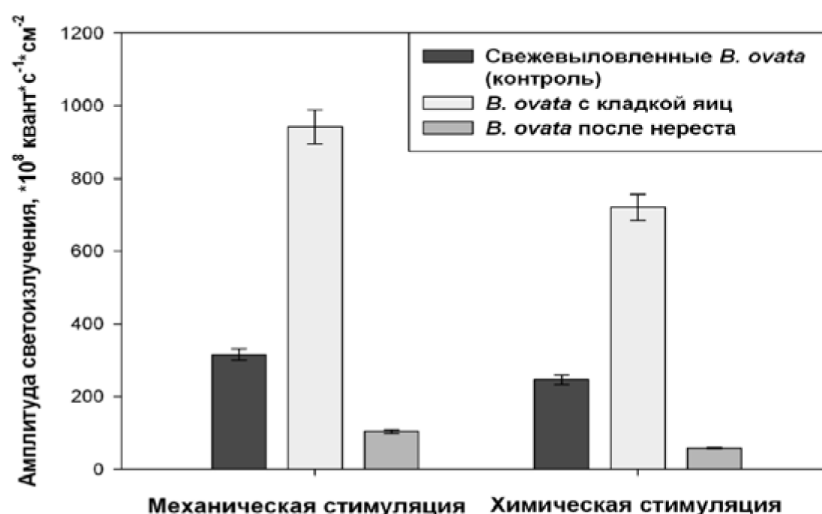


Рис. 30. Амплитуда биолюминесцентного сигнала *B. ovata* в период размножения.

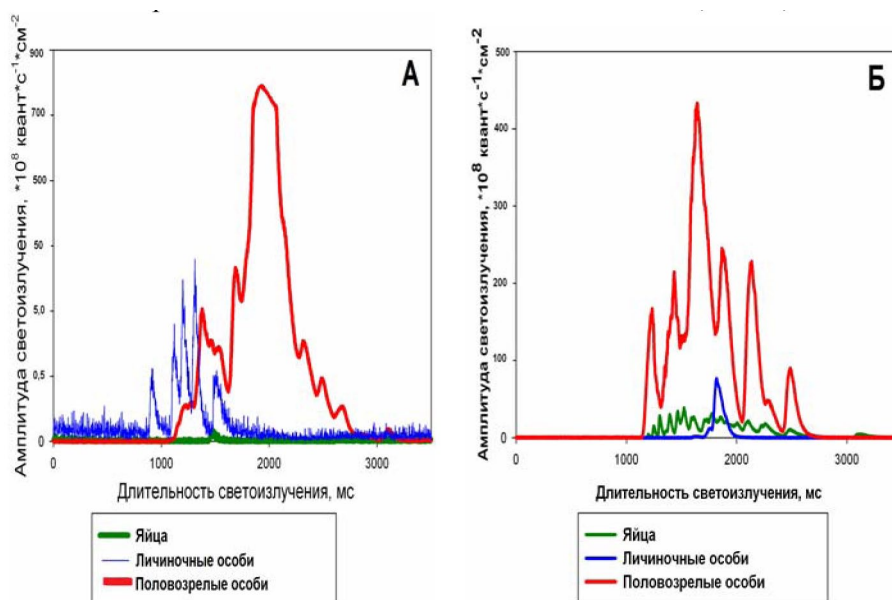


Рис. 31. Типичные биолуминесцентные сигналы гребневиков *B. ovata* на разных стадиях онтогенеза при механической (А) и химической (Б) стимуляциях.

кормления в эксперименте мнемипсисом часть берое длиной 50 мм откладывала яйца в первый же день, а у другой части вымет происходил на 2–3-й день эксперимента, т.е. через 2–3 дня после переваривания пищи. В кладке яиц насчитывалось от 2,0 до 5,0 тыс. жизнеспособных яиц размерами до 0,80 – 0,85 мм. На 3 день после вымета яиц появлялись свободно-плавающие личинки с длиной тела 0,4 – 0,5 мм.

У яиц берое отмечается слабое светоизлучение, выражающееся в низких пиках амплитуды – до $0,76 \pm 0,03 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻², в незначительных показателях энергии светоизлучения – до $0,53 \pm 0,02 \cdot 10^8$ квант·см⁻² и коротком биолуминесцентном сигнале – до $0,89 \pm 0,048$ с.

Сравнение биолуминесценции личинок и яиц гребневиков (рис. 31) показало, что амплитуда светоизлучения личиночных особей в 8 раз выше, чем аналогичная характеристика биолуминесценции у яиц гребневиков ($p < 0,05$). Данная тенденция отмечается и в отношении длительности сигналов личинок и яиц гребневиков: у первых она в 2–3 раза превышает таковую у вторых.

По мере развития организма, интенсивность свечения гребневиков возрастает, на несколько порядков превышая таковую у личинок гребневиков. Длительности светоизлучения в контроле на 0,63 с превышают таковые у личиночных особей. В преднерестовый период, подобно *M. leidyi*, берое готовится к размножению, изменяется состав его ОВ. Возможно, поэтому в данный период наблюдаются высокие амплитудно-энергетические параметры биолуминесценции у *B. ovata*. Гребневиков с кладкой яиц содержат довольно большой энергетический потенциал, включающий собственный и яиц, в связи с чем в экспериментах показатели биолуминесценции таких гребневиков максимальны.

Визуальные наблюдения за поведением берое в период нереста показали, что особи после оплодотворения становятся менее подвижными, некоторые оседают на дно. Данное поведение идентично таковому *in situ*, когда нерест гребневилов не только сказывается на их двигательной активности, но и в некоторых случаях вызывает гибель особей [Хорошилов, 1993]. Размер кладки яиц берое в наших экспериментах был идентичен данным других авторов [Аннинский и др., 2007], когда в период интенсивного размножения в районе Севастопольской бухты гребневики вымётывали в среднем 4500 ± 250 яиц в сутки. Описан случай вымета крупным гребневиком через ротовое отверстие 28 тыс. яиц, [Арашкевич, 2001].

Различия в размере кладки объясняются разным размером особей, температурными условиями и степенью обеспеченности гребневилов пищей. Случай вымета большого количества яиц у крупного гребневика является, скорее, аномалией, поскольку в ряде других исследований, в том числе, и в наших, вымет яиц у берое происходил через специальные каналы – гонодукты, открывающиеся непосредственно во внешнюю среду, а не через ротовое отверстие.

У половозрелых особей *B. ovata* значительны потери ОВ с половыми продуктами. При средней длине размножающихся особей около 53 мм (35–70 мм) их энергетические траты с половыми продуктами оценены приблизительно в 14,9% от органической массы тела [Anninsky et al., 2005]. Суточные траты на обмен у гребневика с массой тела 15,4 г достигают, по различным данным, от 6 до 8% ОВ при 19–21°C [Востоков и др., 2001; Shiganova et al., 2001]. Вместе с тем вариабельность характеристик свечения гребневилов *B. ovata* в онтогенезе, так же, как и *M. leidyi*, может быть связана с изменениями количества фотоцитов развивающихся особей и их цитологической зрелости [Shimomura, 2006].

Поскольку биолюминесценция тесно связана с биохимическими процессами, происходящими в организме, и с его функциональным состоянием [Токарев, 2006], вполне обосновано, что из-за значительных изменений функционального состояния и обмена веществ гребневилов при репродукции у отнерестившихся особей наблюдаются наиболее низкие показатели биолюминесценции.

Выявленные нами различия в параметрах биолюминесценции гребневилов на разных стадиях их онтогенеза объясняются, как и в случае с *M. leidyi*, изменениями биохимического состава гребневилов при индивидуальном развитии. Так, состав органического вещества (ОВ) у яиц и личинок значительно отличается от такового у взрослых половозрелых особей [Аннинский и др., 2007]. Содержание ОВ в яйцах *B. ovata* составляет $4,0 \pm 0,8$ мкг/мг сырого вещества, а в теле личинок с длиной тела 0,43 мм – $67,1 \pm 5,7$. Более яркое высвечивание личинок по сравнению с яйцами гребневилов может объясняться также большим содержанием органического вещества в них.

Известно, что соотношение концентраций свободных аминокислот и белка максимально у мелких организмов (в том числе – гребневилов), метаболизм которых отличается повышенной активностью, и минимально – у

крупных [Заика, 2005; Земков, Журавлева, 2004]. Кроме того, на изменение параметров биолюминесценции гребневи́ков в онтогенезе, по-видимому, оказывает влияние углеводный обмен, а именно, содержание гликогена, которое возрастает у крупных половозрелых особей по сравнению с таковым у молоди [Anninsky et al., 2005].

Вместе с тем, при развитии организмов по пути усиливающейся гидратации тела и снижения активного обмена у более крупных особей [Аннинский и др., 2007; Заика, 2005] снижение их подвижности и маневренности компенсируется одним из ценных качеств: меньшей доступностью для хищников за счёт более развитых органов свечения и, соответственно, максимального выхода энергии биолюминесценции.

3.3. Спонтанное светоизлучение планктонных организмов

Со времени работы Ж.Гастингса и Б. Свини [Hastings, Sweeney, 1958], где впервые было показано, что нестимулируемая (спонтанная) биолюминесценция *Goniaulax polyedra* (*Lingolodinium polyedra* Dodge-совр.), состоящая из непрерывного низкоуровневого свечения «глоу» (*glow* в английской транскрипции), пропорциональна концентрации клеток в сосуде, исследования этого явления проводились фрагментарно. В работе С.А. Бозина и В.С. Филимонова (1985) сделана попытка связать интенсивность спонтанного свечения в смешанной пробе, взятой непосредственно *in situ*, с динамикой взаимоотношений в системе фитопланктон-зоопланктон. Однако авторы не отделяли при анализе мерцающее (вспышковое) и фоновое (глоу) свечение, а анализировали интегральный световой поток в целом.

Важные результаты в исследовании спонтанного свечения в культурах динофитовых водорослей получены сотрудниками Кембриджской биологической лаборатории [Krasnow et al., 1980, 1982]. С использованием компьютерного анализа ими было показано, что спонтанное сияние низкого энергетического уровня в культуре *Gonyaulax polyedra* не является суммированием микровспышек и что отдельные вспышки на фоне «глоу» могут не являться эффектом механических соударений клеток водорослей, как между собой, так и со стенками сосуда, с другой. Попытка найти закономерность в последовательности отдельных вспышек и уровня «глоу» не дала положительных результатов. Таким образом, вопрос о происхождении спонтанной биолюминесценции, по крайней мере в культурах динофитовых, оставался не изученным.

Поэтому нами были проведены экспериментальные работы, целью которых являлось описание особенностей спонтанной биолюминесценции перидиниевых. В качестве модельного объекта использовали ночесветку – *Noctiluca scintillans* Mac.

Характерной чертой экспериментов с *N. scintillans* является то, что в лабораторных условиях при отсутствии перемешивания и даже небольших турбулентных потоков, имеющих место в море, ее клетки через некоторое время (до 20 мин) всплывают к поверхности, образуя скопления в виде рыжеватых пятен. Всплытие клеток ночесветки обусловлено их положитель-

ной плавучестью в силу наличия жировых включений [Битюков, 1969]. Достаточно динамический процесс приводит к столкновениям клеток друг с другом. Однако, подсчет частоты пиков (вспышек) в единицу времени в первые и последующие минуты экспозиции пробы показывает, что в свежеприезженной пробе число отдельных вспышек не увеличивается в первые минуты, что можно было бы ожидать, если предположить в качестве источника их генерации механическую стимуляцию при тактильных взаимодействиях с другими организмами и стенками сосуда.

Анализ скользящей средней частоты спонтанных вспышек в аликвоте объемом 30 мл, содержащей 150 клеток *N. scintillans*, позволил установить, что средняя величина ее колеблется в пределах 3-4 вспышек в минуту и не связана с процессом тактильных взаимодействий типа «клетка-клетка» и «клетка-кювета». Увеличение плотности клеток способствует возрастанию числа спонтанных вспышек. Общее число их в течение часовой экспозиции позволило получить логарифмированную прямую. Аналогичная, высокая степень корреляции ($r=0,9$) получена между общим количеством люминесцирующих динофлагеллят и уровнем спонтанной биолюминесценции в планктоне Японского моря [Бозин, Филимонов, 1985].

Интерпретация этих фактов с целью определения причины возникновения спонтанных вспышек в популяции ночесветки затруднительна. Так, Р. Краснов с соавторами [Krasnov et al., 1982] указывает, что одиночные клетки по-разному вели себя при экспозиции, причем 75 % из общего числа испытанных давали вспышки без стимулирования. В наших экспериментах также отмечено, что часть клеток, изолированных в единичном экземпляре от всей популяции и локализованных в центре чашки Бюккера у поверхности, давали вспышки без всяких видимых раздражителей. Повторная проверка под биноклем после регистрации вспышки показала отсутствие связи клетки со стенками или со дном сосуда.

В качестве дублирующего эксперимента в кюветы, содержащие по 50 клеток ночесветки в 30 мл воды, добавили от 1 до 7 активно плавающих копепод *Calanus helgolandicus*, имеющих размеры 5-7 мм. Сравнение числа отмеченных во всех случаях спонтанных вспышек не показало достоверных различий. Таким образом, можно предположить, что источником искрящегося свечения в культуре динофитовых может являться не только тактильное взаимодействие, но и факторы иного происхождения.

В наших экспериментах ни в одной из свежевзятых проб излучение «глоу» не было зафиксировано. Однако при последующей экспозиции оно появлялось. Минимальное время экспозиции для возникновения такого свечения в условиях затемнения и температуре 15°C в наших опытах составляло 25 ч низкую температуру (+4°C), которая также вызывала появление глоу. Как известно, культуры гетеротрофных динофлагеллят крайне нестабильны во времени и при попытках культивирования деградируют и погибают [Nordly, 1957]. Возможно, спонтанное низкоуровневое свечение сопровождает деградацию клеток. Однако в ряде экспериментов с *Noctiluca scintillans* появление фона в течение 2 недель экспозиции при прочих равных условиях нами не зафиксировано.

В работе Р. Краснова с соавт. такое свечение наблюдалось без повреждения клеток [Krasnov et al., 1982]. Эти же авторы отмечали, что не все клетки при индивидуальном исследовании, а лишь одна треть их числа имела указанный вид спонтанной люминесценции. Пространственная разобщённость (гетерогенность) клеток *N. scintillans* в эксперименте, видимо, может способствовать преобладанию искрящегося или низкоуровневого свечения.

Анализ амплитуды вспышек, возникающих спонтанно, показывает, что последняя не зависит от плотности культуры клеток, о чем свидетельствует таблица 20.

Таблица 20. Зависимость величины амплитуды спонтанных вспышек клеток *Noctiluca scintillans* Sur. от их количества.

Количество клеток, ед.	Амплитуда (усл. ед.)	
	Среднее	Дисперсия
5	1,0	1,2
15	1,25	1,2
75	3,15	0,5
150	2,0	1,84
300	3,2	3,6

На рис. 32 представлена аналоговая запись низкоуровневого свечения (глоу) в популяции из 150 клеток *N. scintillans*, содержащихся в чистой морской воде без подкормки в течение 1 суток. Особенностью такого свечения является осциллирующий характер интенсивности светового потока, при этом показатели осцилляции достаточно упорядочены [Евстигнеев, Евстигнеев, 2005].

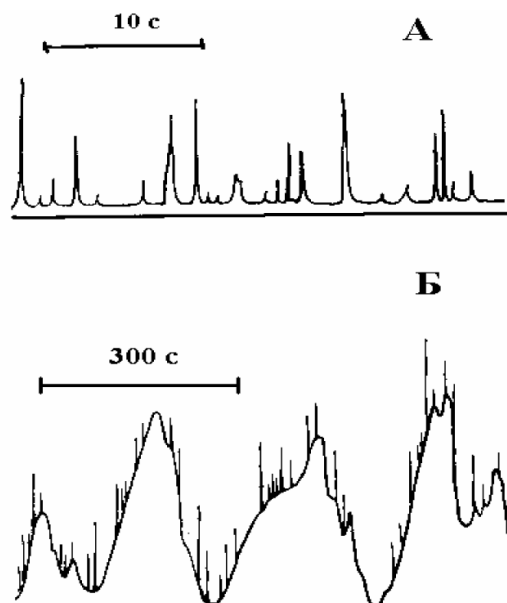


Рис. 32. Осциллирующее спонтанное свечение *N. scintillans*.
По оси абсцисс – время, по оси ординат – условная интенсивность.

Иные механизмы, запускающие спонтанное светоизлучение, зарегистрированы у ракообразных. В естественных условиях при тактильных взаимодействиях, носящих стохастический характер, существенное значение для генерации биолюминесцентной вспышки имеет время и характер контакта. Так, Ж. Кларк с коллегами [Clarke et al., 1962] показал для светящихся копепод из рода *Metridia*, что при отсутствии хищника, но наличии естественных контактов со стенками экспериментальных сосудов или между особями, спонтанная биолюминесцентная активность практически отсутствует. При наличии в эксперименте хищных амфипод, эуфаузиид, атакующих указанные копеподы, внешние стимулы по своей интенсивности становятся субмаксимальными, вызывая биолюминесцентные сигналы.

К сожалению, не известно, какая величина внешнего воздействия со стороны хищника вызывает световую реакцию остракод. Однако отсутствие генерации вспышек остракодами при обычных, достаточно интенсивных перемещениях позволяет считать, что уровень таких тактильных взаимодействий ниже порога запуска системы экскреции субстрата и фермента. Истинным порогом, возможно, является непосредственный акт поимки хищником, при этом наличие системы светоизлучения для индивидуума будет иметь меньшую ценность.

Вместе с тем, реакция на фоновое освещение (снижение уровня светоизлучения), генерация вспышек в ответ на интенсивный свет, наконец, наличие зрительной системы у большинства остракод позволяют предполагать свет в качестве возможного адекватного стимула. В таком случае внутривидовое общение может быть, по крайней мере, еще одной функцией биолюминесценции этой группы организмов. Наблюдения Ж. Морина с Е. Бермингемом а также Д. Фелдера, проведенные на литоральных видах ракушковых рачков *Vargula harveyi*, свидетельствуют о сложном поведении и, видимо, истинно самопроизвольном, не основанном на случайных контактах продуцировании света [Morin, Bermingham, 1980; Felder, 1982].

3.4. Характеристики раздражимости планктонных организмов

3.4.1. Исследование раздражимости копепод по их двигательной и биолюминесцентной реакции

Для большинства планктонных биолюминесцентов возбудимость является важным свойством, во многом определяющим появление световой вспышки. Способность реагировать на внешнее раздражение вообще как характерный признак живого вещества в данном случае определяет появление или отсутствие светового сигнала. Источником внешних раздражений в природе могут быть:

- тактильные взаимодействия с особями своего вида при возрастании плотности популяции;
- взаимодействия типа хищник – жертва;
- миграции более крупных организмов;
- волнение моря и др.

Выделение из всего спектра раздражителей тех, которые вызывают эколого-физиологическую реакцию, в данном случае биолюминесцентную, представляется важным для понимания как экологической роли биолюминесценции исследуемых групп организмов, так и иерархической структуры их взаимодействий *in situ*.

Нами рассмотрена раздражимость нескольких видов планктонных веслоногих рачков (*Copepoda*), относящихся, с одной стороны, к характерным компонентам морских экосистем, с другой – к массовым биолюминесцентам Мирового океана.

Установки для регистрации биолюминесценции и формирования дозированного раздражения описаны в более ранних публикациях [Битюков, 1966; Евстигнеев, 1983, 1989; Токарев и др., 1982; Токарев, 1990], а также в предыдущих разделах данной монографии. Минимальный гальванический порог раздражения определяли по появлению светового сигнала, регистрируемого фотоэлектронным умножителем достаточно высокой чувствительности. Таким образом оценивали параметры раздражимости структур, ответственных за экскрецию продуктов световой реакции в окружающую среду.

Обычно применяемая в физиологических исследованиях методика количественной оценки возбудимости в качестве ответной реакции позволяет исследовать либо механический эффект (сокращение мышц), либо появление бегущей волны возбуждения (для нервных и мышечных волокон) [Насонов, 1959]. С целью сопоставления результатов применяемой нами методики оценки раздражимости на основе биолюминесценции и традиционных методов ее изучения проводили пороговое раздражение копепод в тех же электрических кюветах под бинокулярным микроскопом МБС-2 при умеренном освещении, оценивая появление возбуждения (порог) по возникновению синхронного с подаваемыми импульсами тока движения конечностей – антеннул, плеопод.

Проведение экспериментов с веслоногими раками начиналось не менее чем через 1 ч после отбора проб. Последнее осуществлялось с помощью сети Джели с глубин 150–200 м при скорости выборки троса $0,3 = 0,4 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. Полученный таким образом материал отстаивался в течение 30–60 мин в темном месте для освобождения от травмированных форм. Затем указанные виды копепод пересаживались в бюксы с фильтрованной водой, где они находились до начала экспериментов.

В качестве основных параметров раздражимости у исследованных видов оценивали реобазу, или минимальный гальванический порог (плотность тока), вызывающий световую вспышку, либо мышечную реакцию конечностей, и хронаксию, равную пороговому времени действия стимула при его силе в две реобазы [Битюков, 1965, 1966 а, 1966 б]. Несмотря на ряд недостатков хронаксиметрии [Насонов, 1959], сравнительный анализ хронаксии, установленный для разных видов при одинаковых условиях и постоянном межэлектродном расстоянии, представляется информативным.

В таблице 21 приведены величины хронаксии и реобазы, полученные на основе регистрации двигательной и биолюминесцентной реакции копе-

под. Отсюда следует, что значения реобазы для разных видов близки, хотя для видов рода *Pleuromamma* они ниже. У ранее исследованной копеподы *P. piseki* реобаза также близка к отмеченным для *P. abdominalis* и *P. gracilis*, составляя $0,22 \text{ мА} \cdot \text{мм}^2$ [Евстигнеев, 1983, 1985 б]. Отличие от других видов при этом достоверно. Так, для *P. gracilis* и *H. papilliger* при единообразии дисперсий реобазы их средние величины различаются в 2,1 раза (по критерию Стьюдента ($t_{\text{экс}} = 5,166 > t_{\text{табл}} = 2,02$)).

Для *P. gracilis* и *L. flavicornis* различие средних также подтверждается статистически: ($t_{\text{экс}} = 9,42 > t_{\text{табл}} = 2,00$). Иными словами, степень возбудимости видов рода *Pleuromamma* выше, чем у остальных исследованных копепод. По данным регистрации двигательных реакций тенденция аналогична – наиболее низкие величины реобазы отмечены у копепод рода *Pleuromamma* (см. таблицу 21). Значения хронаксии, однако, у разных видов этих родов более близки и мало зависят от способов ее регистрации.

Определенная закономерность отмечается при сравнении порогов, вызывающих биолюминесцентные и двигательные реакции. У всех исследованных видов последние всегда ниже. Так, различия между ними составляют, соответственно, с первого по пятый вид 1,63; 2,16; 1,37; 2,67 и 1,79 раз, т.е. в среднем порог возбуждения биолюминесцентных структур всегда в два раза выше.

Известно, что минимальный гальванический порог (реобаза) определяется при достаточно длительном (десятки секунд) воздействии стимула, в данном случае электрического тока [Насонов, 1959]. Дальнейшее увеличение длительности раздражения уже не влияет на величину порога. При сокращении времени действия тока возрастает значение времени воздействия. Зависимость величины порогового тока от времени его воздействия определяется выражением [Латманизова, 1972]:

$$i = \frac{a}{t_n} + b, \quad (3.3)$$

где: i – сила тока;
 t – время его действия;
 a, b – константы;
 n – показатель степени.

На рис. 34 приведены зависимости плотности тока от времени его действия по данным биолюминесцентной и двигательной реакций. Графики представляют собой гиперболы, правая часть которых идет параллельно оси абсцисс, отстоя от нее на величину реобазы b , а левая – асимптотически приближается к оси ординат. Из рис. 33 видны различия в ходе кривых «сила – длительность», полученных на основе регистрации биолюминесцентной реакции и движения. Д. Н. Насонов [1959] установил, что в области коротких интервалов времени можно выделить еще один информативный показатель – фактор крутизны, не зависящий от абсолютных значений реобазы и хронаксии. Действительно, при достаточно коротких воздействиях тока на объект

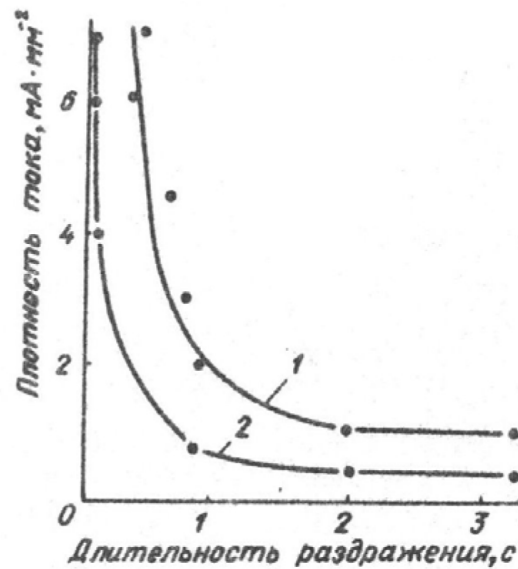


Рис. 33. Кривая «сила-длительность» для биолюминесцентной (1) и двигательной (2) реакции *Lucicutia flavicornis*.

соотношение $\frac{a}{t}$ превращается в такую большую величину, что b можно пренебречь. Тогда имеем:

$$i = \frac{a}{t}, \quad (3.4)$$

Табл. 21. Основные характеристики раздражимости разных видов веслоногих ракообразных по параметрам их двигательной реакции и биолюминесценции.

Вид	Биолюминесценция						Двигательная реакция					
	Реобазы, мА·мм ²			Хронаксия, мс			Реобазы, мА·мм ²			Хронаксия, мс		
	n	x ⁻	δ	n	x ⁻	δ	n	x ⁻	δ	n	x ⁻	δ
<i>Pleuromamma gracilis</i>	33	0,29	0,21	23	0,65	0,61	13	0,24	0,17	4	0,48	0,04
<i>P. abdominalis</i>	32	0,41	0,26	22	0,56	0,29	7	0,19	0,09	5	0,92	0,05
<i>Heterorhabdus papiliger</i>	7	0,82	0,14	5	0,92	0,35	6	0,60	0,21	6	0,38	0,11
<i>Lucicutia flavicornis</i>	28	1,04	0,31	18	0,87	1,02	5	0,39	0,17	4	0,83	0,33
<i>Oncaea conifera</i>	2	0,68	-	2	0,95	-	3	0,38	-	3	0,70	-

Логарифмируя это выражение, получим:

$$\lg I = \lg a - \lg t. \quad (3.5)$$

Графически эта зависимость будет выглядеть в виде прямой, направленной под определенным углом к оси абсцисс. Обработанные таким образом данные для *L. flavicornis* представлены на рис. 34. Из графиков видно,

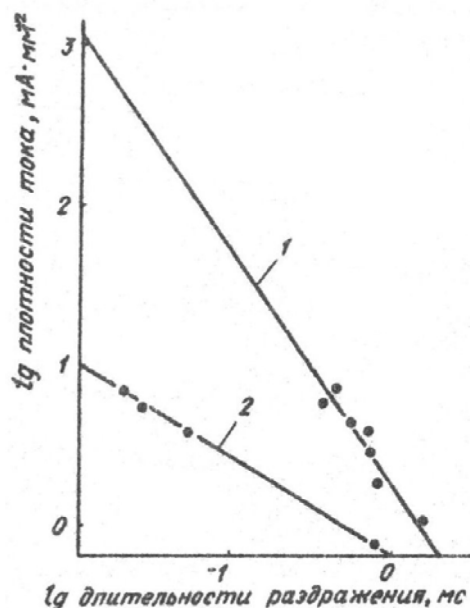


Рис. 34. Логарифмированные кривые «сила-длительность» для биолюминесцентной (1) и двигательной (2) реакции *Lucicutia flavicornis*.

что прямые отсекают неравные отрезки на осях координат, что свидетельствует о необходимости введения поправочного коэффициента n , соответствующего тангенсу образуемого при пересечении оси абсцисс угла. В таком случае зависимость порога от i и t более корректно выглядит как

$$\lg i = \lg a - n \lg t. \quad (3.6).$$

Поэтому в первоначальном выражении (3.4) фигурирует показатель степени n или «фактор крутизны» [Насонов, 1959], т.е. n выражает в формуле (3.4) крутизну нарастания пороговой силы тока при уменьшении времени его действия. Как следует из литературных источников, указанный наклон асимптоты может меняться от 0,5 до 1,0, в зависимости от вида тканей и систематической принадлежности организмов [Насонов, 1959].

Как следует из рис. 34, наклоны асимптот, полученных по данным биолюминесценции и движения, различны. Фактор крутизны, установленный на основании двигательных реакций, для *L. flavicornis* соответственно равен 0,58, что характерно для некоторых тканей позвоночных [Латманизова, 1972]. По параметрам биолюминесцентной реакции, фактор крутизны оказался выше – 1,42, превышая в два с лишним раза его значения для двигательных реакций. Подобное несоответствие значений крутизны кривой «сила – длительность» отмечено для биолюминесцентной реакции и более простых форм [Битюков, 1966]. В частности, для перидинеи *Noctiluca scintillans* данный показатель соответствовал 0,33, что ниже указанного Д.Н. Насоновым, [1959] предела изменения n .

Таким образом, в области коротких длительностей воздействия тока на биолюминесцентную систему копепод отмечается меньшая чувстви-

ность системы выброса светового субстрата к изменению плотности тока по сравнению с реакцией на такое же изменение мышечной системы конечностей. В естественных условиях при тактильных взаимодействиях, носящих стохастический характер, существенное значение для генерации биолюминесцентной вспышки имеет время контакта: при относительно коротких взаимодействиях, например столкновениях, вспышка света появляется лишь при достаточно интенсивном контакте. В первом приближении можно разделить подобные взаимодействия на субмаксимальные (приводящие к генерации световых вспышек) и межпороговые, вызывающие лишь двигательные реакции. Различие в их интенсивности, по нашим данным, составляют b , т.е. величину реобазы мышечной реакции.

Важно, однако, как показали наши данные, и характер контакта. Иллюстрацией подобной дивергенции внешних стимулов на функционально разные группы ракообразных являются, в частности, эксперименты Ж. Кларка с сотр. [Clarke et al., 1962]. В них показано, что биолюминесцентная активность светящихся копепод из рода *Metridia* при отсутствии хищника, но наличии естественных контактов со стенками экспериментальных сосудов или между особями, практически отсутствует. Напротив, при наличии в эксперименте хищных амфипод, эуфаузиид, атакующих указанные копеподы, внешние стимулы по своей интенсивности становятся субмаксимальными, вызывая биолюминесцентные сигналы.

Важно вопрос – насколько сравнимы световые сигналы, генерируемые в области коротких, но сильных взаимодействий и в области слабых, но длительных стимулов. При анализе вспышек мы учитывали величину общей продолжительности свечения, его амплитуду, среднюю интенсивность и интегральную энергию [Битюков, Евстигнеев, 1982].

Длительность световых вспышек, генерируемых организмами при определении пороговой величины раздражения в области длительного действия тока (реобаза), всегда выше таковой вспышек, получаемых в ответ на более интенсивные, но короткие раздражения. Энергетические характеристики, напротив, существенно ниже у пороговых вспышек, вызываемых короткими сильными стимулами. Различия с сигналами, генерируемыми при определении реобазы, составляют для интенсивности, амплитуды и интегральной энергии 4, 7 и 10 раз, соответственно. При определении пороговых величин светоизлучения в области коротких раздражений эти различия возрастают.

Корреляционный анализ величин порогового тока и параметров светоизлучения показал преобладание отрицательных зависимостей не ниже 0,7, т.е. увеличение плотности тока в раздражающем импульсе при одновременном сокращении его действия вызывало уменьшение продолжительности и энергии светоизлучения. Возрастание силы раздражения при неизменной его длительности вызывает достаточно резкое увеличение отклика биолюминесцентной системы [Евстигнеев, 1985 а]. В данном случае уменьшение длительности раздражения, видимо, оказывает более существенное влияние на параметры пороговых сигналов даже при значительном возрастании силы стимуляции. Этот вывод подчеркивает отмеченную выше тенденцию

возрастания факторов крутизны «*n*» у биолюминесцентных систем копепод по сравнению с его значениями в двигательных реакциях. Иными словами, биолюминесцентная система веслоногих раков в большей мере управляется временными характеристиками внешних стимулов после достижения ими пороговых величин интенсивности.

При многократном раздражении светящихся копепод субмаксимальными величинами плотности тока через определенное время способность их к светоизлучению исчезает. Отсутствие вспышек в этом случае объясняется не исчерпанием секрета, который продолжает флуоресцировать под УФ-облучением, а наступлением рефрактерного периода, т.е. – интервала времени, в течение которого возбудимая ткань не способна генерировать повторный потенциал действия, каким бы сильным ни был иницирующий стимул. Через определенное время способность ткани к ответной реакции полностью восстанавливается. На протяжении этого периода величина реобазы существенно возрастает. Так, первоначальные измерения минимального гальванического порога у *P. gracilis* составили $0,39 \text{ мА} \cdot \text{мм}^2$, а после последующего многократного раздражения – $3,4 \text{ мА} \cdot \text{мм}^2$ при средней величине около $1,0 \text{ мА} \cdot \text{мм}^2$. Высокие показатели в порогах раздражимости у *P. gracilis*, других биолюминесцирующих форм свидетельствуют о заторможенном состоянии ответственных за генерацию света структур. На основе такого вывода было предложено, например, оценивать физиологическое состояние организма по параметрам его раздражимости [Битюков, 1966].

Регистрация раздражимости организмов по биолюминесцентной реакции у интактных организмов, например планктонных, имеет ряд преимуществ по сравнению с аналогичной методикой регистрации их двигательных реакций. Одним из таких преимуществ является отсутствие необходимости фиксировать организм, а также возможность исследовать мелкие и малоактивные виды животных или растений. Однако, помимо самой величины порога, регистрируемая при этом вспышка также несет информационную нагрузку. Множественный корреляционный анализ матрицы, элементами которой являлись параметры раздражимости, установленные по биолюминесцентной реакции, параметры самих пороговых вспышек, а также характеристики последующего светоизлучения при стимуляции током показал следующее.

Коэффициент корреляции длительности, амплитуды и интегральной энергии пороговых вспышек с параметрами последующего светоизлучения, его временными и энергетическими характеристиками составляет 0,8–0,9. Т.е. в случае интенсивной и энергетически емкой пороговой вспышки последующее светоизлучение будет также отличаться высокой амплитудой, длительностью и энергией. Между величиной порогового тока, вызывающей светоизлучение у копепод, и зафиксированной при этом вспышкой имеется отрицательная обратная связь ($r = -0,5$).

Исследование раздражимости по параметрам биолюминесцентной реакции позволяет также показать зависимость ее характеристик от градиента раздражения. При стандартных исследованиях реобазы и хронаксии стиму-

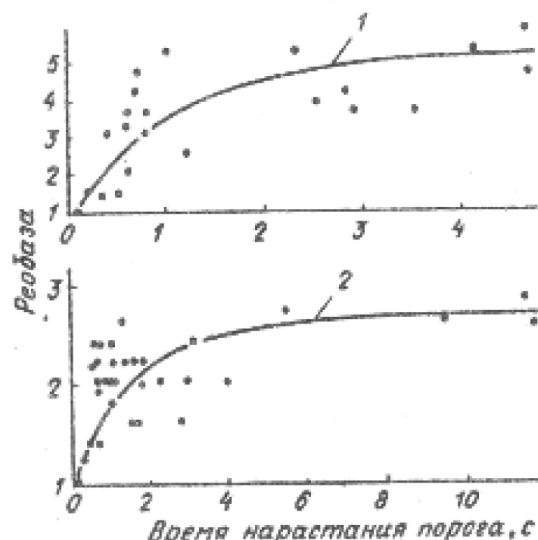


Рис. 35. Зависимость реобазы биолуминесцентной реакции *Heterorhabdus papilliger* (1) и *Lucicutia flavicornis* (2) от времени нарастания стимула.

ляция производится прямоугольными импульсами тока с практически мгновенным нарастанием напряжения на электродах до максимальной величины. Известно, что стимул, достигающий своей силы мгновенно, оказывает большее физиологическое действие, чем в случае постепенного его нарастания [Латманизова, 1972]. В экспериментах с *H. papilliger* и *L. flavicornis* показано, что в зависимости от градиента нарастания раздражения снижается его эффективность, т.е. наблюдается явление аккомодации. Из рис. 35, а, б видно, что оба вида различаются по отношению к градиенту стимула. У *L. flavicornis* зависимость возникновения светового излучения от времени нарастания силы раздражения до пороговой величины выражена слабее. Однако в обоих случаях указанная зависимость является параболической. Такой вид кривых характерен для нервных и скелетных тканей позвоночных [Латманизова, 1972]. Константы аккомодации «а», или пороговое время роста раздражения при его силе, в два раза превышающей пороговую силу мгновенно нарастающего стимула, также в обоих случаях оказались высокими. Физиологический смысл этих величин, в определенной мере характеризующих степень кривизны кривых (рис. 35, а, б), заключается в констатации значимости скорости нарастания стимула для данной реакции (биолуминесценции), т.е. при увеличении времени нарастания стимула понижается эффективность раздражения.

Таким образом, анализ результатов исследования раздражимости по биолуминесцентной и двигательной реакциям копепод позволяет выделить достаточно автономный механизм светового излучения. Этот механизм отличается высокой динамичностью, функциональной подвижностью, отличной от той, которая присуща обыкновенным двигательным реакциям. Характерные черты возникновения и проведения возбуждения, обеспечивающего реакцию биолуминесценции, свидетельствуют о специализированном статусе такого механизма, специфичность которого сформировалась в результате эволюционных преобразований.

3.4.2. Биолюминесценция копепод как функция частоты раздражения

Исследование физиологических закономерностей генерации света морскими организмами позволяет понять механизмы запуска и управления системой биолюминесценции, формирования специфической кинетики световых вспышек, связь биолюминесценции с другими функциями организма – движением, питанием, размножением и т.д. Ряд работ по физиологии светоизлучения у разных видов морских биолюминесцентов указывает на тесную связь механизмов, обуславливающих световой сигнал, с основными реакциями (отправлениями) организмов [Битюков, 1966 а; Евстигнеев, 1983, 1986; Евстигнеев, Щербатенко, 1987; Лабас и др., 1979, 1982; Clarke et al., 1962; Nicol, 1959]. Источниками таких раздражений *in situ* могут являться как многочисленные тактильные взаимодействия с другими организмами, так и различные по амплитудно-частотным характеристикам колебания среды. Опытами Н.К. Введенского (1950) показано, в частности, существование частотных зон оптимума и пессимума функции при раздражении нервов и мышц. При этом частотный спектр внешних раздражений формирует определенный тип поведения организмов [Дьюсбери, 1981].

Существуют также и другие причины, обуславливающие важность получения информации о частотно-временных зависимостях «раздражение-вспышка» у интактных светящихся организмов. Это, в частности, работы по внедрению в практику навигации и связи в подводных и воздушно-водных коммуникационных системах, основанных на применении пульсирующих раздражителей. Биолюминесценция в этом случае является серьезной помехой [Nealson, Stotts, 1981; Neshiba, 1967], что подтверждает необходимость более детального изучения частотно-временных характеристик светоизлучения у биолюминесцентов Мирового океана.

Наши исследования были построены по схеме полного факторного эксперимента с двумя контролируруемыми факторами. В качестве первого была частота раздражения (частота следования стимулирующих импульсов) и их длительность при постоянной плотности тока. В качестве второго – частота раздражения и плотность тока в импульсе при постоянной длительности отдельного раздражающего стимула. Ранее нами уже было показано, что плотность тока (сила раздражения) и продолжительность стимула оказывают эффективное действие на параметры вспышек копепод [Евстигнеев, 1985 а, б], что определило необходимость моделирования в новых экспериментах частоты раздражения при меняющихся силе и длительности стимулов.

В силу специфичности получаемой при различной частоте стимуляции рачков информации была видоизменена методика анализа данных в сравнение с используемой ранее [Битюков, Евстигнеев, 1982]. В частности, фиксировали максимальную амплитуду первых вспышек, интегральную энергию всего светоизлучения в ответ на пакет раздражающих импульсов определенной частоты вплоть до иссякания субстрата, общую длительность свечения (суммарная длительность всех вспышек, индуцированных током

данной частоты) и число отказов. Под последними мы понимаем отсутствие генерации света в процессе многократного раздражения, связанного преимущественно с механизмами возникновения рефрактерности [Насонов, 1959]. Свидетельством отказов, а не иссякания субстрата, являлось последующее возникновение светоизлучения в процессе продолжающегося раздражения.

Эксперименты проводили на копеподах *Pleuromamma gracilis* и *Lucicutia flavicornis*. Методики сбора и подготовки организмов к экспериментам были аналогичны описанным ранее [Битюков, Евстигнеев, 1982]. В результате экспериментов выяснилось, что форма биолюминесцентных сигналов копепод существенно меняется при подаче раздражающих импульсов различной частоты [Евстигнеев, 1990 б]. Так, если при частотах раздражения ниже 1 Гц вспышки следуют с интервалами отсутствующего свечения, т.е. отказами, то при увеличении частоты происходит наложение сигналов биолюминесценции, в результате чего возникает пилообразный характер ответа с резко выраженным декрементом амплитуды свечения, его интегральной энергии (рис. 36). Подсчет числа ответов системы биолюминесценции на возрастающую частоту раздражения показывает, что превышение частоты стимулов в 10–15 Гц в среднем не вызывает дальнейшего синхронного повышения частоты биолюминесцентных ответов и, наоборот, приводит к некоторому снижению и стабилизации числа ответов на уровне 5–10 в секунду. Такая закономерность отмечена для обоих исследованных видов копепод и может быть описана выражением:

$$Y = aXe^{-\frac{x}{b} + ce^{-\frac{d}{x}}}, \quad (3.7)$$

где: Y – частота световых ответов;
 X – частота раздражения;
 a, b, c, d – коэффициенты, определяемые экспериментальным путем.

В частности, для *P. gracilis* они соответственно равны: 1; 15; 3; 5.

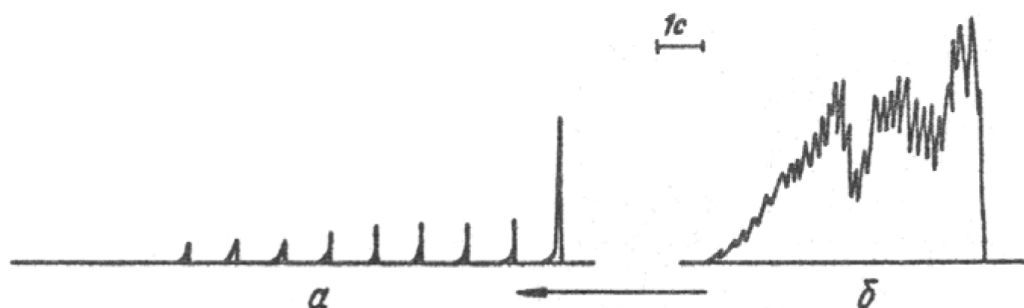


Рис. 36. Формы вспышек *P. gracilis* при раздражении импульсами частотой 1 (а) и 8 (б) Гц.

Частота следования биолюминесцентных импульсов при постоянном раздражении током частотой 500 Гц для *P. gracilis* составила 5-8 Гц, что соответствует установленному диапазону частоты при проведении возбуждения для нервов ракообразных [Ходжкин, 1968]. Таким образом, можно предполагать отсутствие эффективности запуска биолюминесценции при увеличении частоты внешнего раздражения свыше 10–20 Гц.

При отсутствии сливного свечения на частотах стимуляции менее 1 Гц форма отдельных всплесков свидетельствует об усталости системы биолюминесценции, неудовлетворительном физиологическом состоянии организма. Так, в первые моменты раздражения формируются сигналы с минимальной продолжительностью (рис. 36 а), однако через определенное время при продолжении раздражения появляются всплески с пологим фронтом нарастания амплитуды и близким по продолжительности декрементом (рис. 36 б). С истощением субстрата преобладают сигналы низкой интенсивности, характерным элементом которых является наличие плато в период максимальной амплитуды (рис. 36 б). В процессе продолжительного раздражения веслоногих рачков могут наблюдаться осциллирующие во времени параметры сигналов, причем в пределах каждого периода наблюдается смена названных типов всплесков. Неравномерный характер биолюминесценции, видимо, может объясняться взаимодействием таких процессов, как облегчение и торможение [Катц, 1986].

Эксперименты по изучению параметров светоизлучения копепод в условиях меняющейся частоты раздражения выполнены в двух модификациях. В первом случае варьировали частоту и длительность раздражающих импульсов при постоянной надпороговой [Евстигнеев, 1985 а, 1986 а] плотности тока. Во втором – менялись частота и плотность раздражающего тока при постоянной длительности импульсов. Каждый из элементов двухфакторного плана на пяти уровнях ПФЭ 5^2 был проведен в 5-10-кратной повторности, что позволило провести статистический анализ [Лисенков и др., 1979].

Среднее квадратическое отклонение всех регистрируемых параметров менялось в широких пределах и в некоторых случаях превышало среднее значение. Явное отличие вариационного ряда от нормального закона обусловило необходимость логарифмирования исходных данных [Лакин, 1973]. На рис. 37 представлена поверхность отклика значений интегральной энергии при варьировании двух факторов – частоты и длительности раздражающих стимулов. Поверхность отклика имеет сложный нелинейный характер, что определило необходимость оценить влияние факторов посегментно, т. е. в пределах небольших их градаций.

Частота – длительность. При варьировании указанных факторов, обозначенных соответственно через А и В, длительность светоизлучения менялась от 0,55 до 5,7 с, а интегральная энергия – от 25 до 2106 усл. ед. Однако степень отклика на сочетание тех или иных величин частоты и продолжительности стимулов различалась в зависимости от области факторного эксперимента. Достоверное влияние на продолжительность всплесков *P. gracilis* оказывает длительность импульсов при их невысокой частоте. Так,

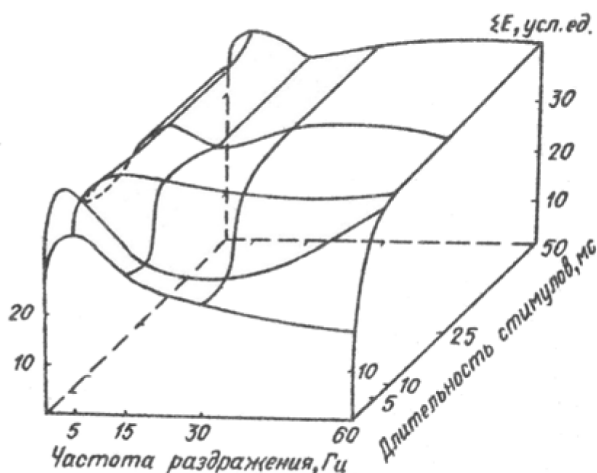


Рис. 37. Поверхность отклика энергии светоизлучения на раздражение импульсами тока различных длительности и частоты.

в области изменения параметров раздражения (частота от 1 до 15 Гц и длительность стимулов от 1 до 10 мс) изменение продолжительности светоизлучения можно выразить уравнением

$$Y = 2,27 + 0,65B + 0,26 AB \quad (3.8),$$

которое свидетельствует о преимущественном влиянии длительности импульсов (B) и совместном влиянии на продолжительность вспышек как частоты, так и длительности раздражающих импульсов (AB). При изменении частоты от 1 до 15 Гц длительность биолюминесценции возрастает приблизительно в 2 раза. Действительно, при длительности раздражающих стимулов в 1 мс и частоте их подачи 1 Гц продолжительность всего светоизлучения в среднем составляла 0,82 с, а при частоте раздражения 15 Гц – около 2 с.

На возрастание энергии вспышек оказывало влияние лишь время раздражения, что аппроксимируется выражением вида

$$Y = 1,59 + 0,34 B \quad (3.9)$$

При дальнейшем возрастании частоты раздражения до 60 Гц и длительности импульсов от 1 до 10 мс суммарная продолжительность вспышек и интегральная их энергия изменяются в соответствии с выражениями $Y = 2,08 + 0,93B$ – для энергии светоизлучения и $Y = 1,58 + 0,30B$ – для длительности вспышек, откуда следует, что в пределах данных изменений внешних факторов энергия и время светоизлучения возрастают не в равных пропорциях: энергия увеличивается более чем в 2 раза, а длительность вспышек – лишь на одну треть [Евстигнеев, 1990 а].

В области более длительных стимулов (от 10 до 50 мс) изменение частоты существенно не сказывается на параметрах светоизлучения и коэффициенты в уравнениях регрессии преимущественно не достоверны. Можно

отметить лишь небольшое увеличение энергии вспышек при небольших частотах раздражения и продолжительных импульсах, что оценивается выражением:

$$Y = 2.92 - 0.27 AB \quad (3.10).$$

Из уравнения следует, что значимое действие оказывает синергизм факторов, причем в пределах их возрастания происходит некоторое снижение энергии светоизлучения.

Частота – сила раздражения. При упомянутых выше границах изменения частоты раздражения плотность тока (сила раздражения) менялась от 5 до 27 мА·мм⁻². Длительность биолюминесценции копепод изменялась в данном факторном эксперименте от 0,63 до 3,28 с, подтверждая в определенной мере ранее сделанный вывод о более существенном влиянии на продолжительность светоизлучения копепод длительности раздражения по сравнению с его силой [Евстигнеев, 1985 а, б]. В экспериментах установлено, что преимущественное влияние на параметры светоизлучения оказывала частота раздражения, в первую очередь формируя различную его продолжительность. Данные эффекты отмечаются, в основном, в области высоких частот раздражения и плотностей стимулирующих импульсов. Так, при изменении частоты от 15 до 60 Гц и плотности тока от 17 до 27 мА·мм⁻² происходит возрастание длительности светоизлучения и его интегральной энергии в соответствии с выражениями $Y = 1,56 + 0,14 B$ – для длительности вспышек, $Y = 2,69 + 0,36 A + 0,23 AB$ – для энергии вспышек. При этом изменение частоты в таких пределах и совместное действие частоты и силы раздражения увеличивают интегральную энергию светоизлучения. Одновременно возрастание плотности раздражающих импульсов формирует более продолжительный уровень биолюминесценции.

В области небольших частот раздражения (1,0-1,5 Гц) на всей шкале увеличения плотности тока достоверно уменьшается общее время светоизлучения (A), что для диапазона силы стимулов 5-17 мА·мм⁻² аппроксимируется выражением:

$$Y = 1,74 - 0,22 A, \quad (3.11)$$

а для диапазона плотности тока в кювете 17 – 27 мА·мм⁻²

$$Y = 1,74 - 0,19 A + 0.16 AB. \quad (3.12)$$

Здесь при повышенных значениях силы стимулов длительность вспышек испытывает влияние частоты и плотности тока. Дисперсионный анализ количества отказов, т.е. возникновения торможения в механизмах генерации светоизлучения с изменением частоты, длительности и силы раздражающих импульсов не дает оснований утверждать о существенном влиянии на эту характеристику указанных параметров раздражения. Дисперсия значений от-

казов во всех случаях превышала дисперсию, обусловленную тем или иным фактором.

Таким образом, частота следования вспышек копепод при постоянном раздражении находится на уровне 5–10 Гц. При меняющихся частоте и длительности внешних стимулов наиболее существенные изменения в параметрах световых сигналов наблюдаются в области коротких стимулов, при значительном влиянии продолжительности стимуляции, что отражается как на времени светоизлучения, так и на его энергетике. Влияние частоты раздражения в большей мере проявляется с увеличением силы раздражения, что приводит к возрастанию энергии и продолжительности вспышек. Вместе с тем, при увеличении частоты раздражения до 15 Гц и плотности тока до 27 мА·мм⁻² общая продолжительность светоизлучения уменьшается.

3.4.3. Сравнительная оценка характеристик раздражимости биолюминесцентных разных систематических групп

Существование планктонных организмов проходит на фоне многочисленных взаимодействий со средой посредством тех или иных внешних стимулов, основное место среди которых занимают механические или тактильные. Соотношение уровня организации планктона, его характерных поведенческих характеристик и реакции на различные внешние стимулы позволяют полнее представить место данного вида в структуре межорганизменных связей каждого конкретного биоценоза. Особый интерес представляет выяснение соподчиненности в спектре различных внешних раздражителей, вызывающих качественно разные реакции организма, например двигательные и биолюминесцентные [Евстигнеев, 1982, 1989].

Имеется ряд работ, характеризующих параметры раздражения, запускающего биолюминесцентную реакцию, выполненных, как на препаратах [Buck et al., 1961], так и на интактных формах [Битюков, 1966; Евстигнеев, 1982, Евстигнеев, Битюков, 1982]. Однако сопоставление получаемых характеристик крайне затруднительно из-за различий в методических подходах, особенностях вводимых электродов, их взаимном удалении друг от друга, физиологическом состоянии экспериментального материала и др. Поэтому представлялось важным провести сравнительную оценку особенностей раздражимости двигательной и биолюминесцентной систем у ряда планктонных биолюминесцентных, достаточно отдаленных в систематическом отношении. Материалом для исследований послужили планктонные организмы массовых форм Атлантического океана и морей Средиземноморского бассейна, относящиеся к разным отрядам и даже типам животных. Для сравнения использованы данные Э. П. Битюкова о раздражимости черноморской перидинеи *Noctiluca miliaris* (*N. scintillans* – совр.), полученные в сходных с нашими условиях [Битюков, 1966 а, б].

Используемая обычно методика регистрации параметров раздражимости в физиологических исследованиях связана с оценкой механического эффекта в виде сокращения мышц или возникновения бегущей волны возбуж-

дения в ответ на пороговую величину внешнего стимула [Насонов, 1959]. Нами в качестве раздражителя использован легко дозируемый электрический ток. Организм помещали в специальную электрохимическую ячейку [Битюков, 1966; Евстигнеев, Битюков, 1982; Токарев и др., 1982; Токарев, 1990], снабженную хлорсеребряными или титановыми электродами. Подавая на них импульсы различной длительности и плотности тока, под бинокулярным микроскопом и при умеренном освещении оценивали появление порога раздражения по возникновению синхронного с подаваемыми импульсами тока движения конечностей – антеннул, плеопод. Количественную оценку возбудимости биолюминесцентных структур проводили по возникновении светоизлучения с помощью установки «Свет».

Эксперименты с планктонными организмами начинали через 1 ч после взятия ловов, которые осуществлялись сетью Джеди с глубин 50–200 м при скорости подъема сети около $0,5 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. После лова пойманные организмы отстаивались в эксикаторах в течение 20–30 мин в темном месте, затем их пересаживали в бьюксы с фильтрованной водой, где они находились до начала экспериментов.

В таблице 22 приведены данные об основных параметрах раздражимости двигательных и биолюминесцентных структур исследованных организмов. Первое, что можно выделить в качестве закономерности, – превышение пороговых величин раздражения (минимального гальванического порога, или реобазы) биолюминесцентных структур. В то же время возникновение движения может не вызывать светоизлучения, пока стимул не достигнет упомянутого порога запуска биолюминесценции. Иными словами, реакцию экскреции светового субстрата или запуска фотофоров вызывают стимулы, превышающие некоторую пороговую величину, однако при этом всегда осуществляется двигательная реакция.

Из данных таблицы 22 следует также, что степень различия в порогах, вызывающих двигательные реакции и светоизлучение организмов, возрастает с повышением уровня их организации. Для низкоорганизованных форм такое различие не превышает 2–4 раз, в то время как, например, у амфипод и эуфаузиид пороговая реакция биолюминесценции запускается существенно большей силой раздражителя. Причиной такого различия может быть наличие у более высокоорганизованных биолюминесцентных эндогенной мотивации, или контроля нервной системы за функцией светоизлучения. Вероятно, неадекватность электрического тока естественным запускающим биолюминесценцию раздражителям *in situ* (в частности, у высших раков) определяет больший уровень необходимого раздражения, несмотря на общий принцип возникновения возбуждения в проводящем волокне через генерацию мембранного потенциала [Ходжкин, 1968].

Как следует из приведенных в таблице 22 материалов, существуют определенные различия в величинах реобазы и хронаксии между представителями разных биологических таксонов. Как отмечалось ранее [Евстигнеев, Битюков, 1982], низкие значения порога раздражения и хронаксии свидетельствуют о более высокой организации животного либо о большей

Таблица 22. Параметры раздражимости (реобаза, $\text{мА} \cdot \text{мм}^{-2}$ и хронаксия, мс) и фактор крутизны n , установленные для биолюминесцентных и двигательных реакций организмов различной систематической принадлежности.

Вид	Тип, класс, отряд	Семейство, род	Двигательная реакция		Биолюминесценция	
			Реобаза	Хронаксия	Реобаза	Хронаксия
<i>Noctiluca scintillans</i> * <i>Macartney</i>	Dinoflagellata, Dinophyceae, Noctilucae	Noctilucaeae, Noctiluca	-	-	1,1	0,3
<i>Eudoxoides spiralis</i> Bigelow, 1911	Cnidaria, Siphonophora, Calycophorae	Diphidae, Eudoxoides	0,15	0,75	-	-
<i>Tomopteris elegans</i> Chun, 1887	Annelida Polychaeta, Phyllodocida	Tomopteridae, Tomopteris	0,15	1,00	0,8	6,5
<i>Lucicutia flavicornis</i> Claus, 1963	Crustacea, Maxillopoda, Calanoida	Lucicutiidae, Lucicutia	0,36	0,66	0,5	0,84
<i>Conchaecia haddoni</i> Brady & Norman, 1896	Arthropoda, Crustacea, Myodocopida	Halocyprididae, Conchaecia	0,11	0,8	1,5	0,85
<i>Euphausia eximia</i> Hansen, 1911	Arthropoda, Malacostraca, Euphausiacea	Euphausiidae, Euphausia	0,05	0,05	3,0	-
<i>Scina borealis</i>	Arthropoda, Malacostraca, Amphipoda	Scinidae, Scina	0,14	0,65	1,2	0,9
Larva Cephalopoda	Mollusca, <i>Cephalopoda</i> , <i>Teuthida</i>	Sp.	0,1	0,5	-	-
<i>Sagitta</i> sp.	Chaetognatha, Sagittoidea, Bithragnophora	Spadellidae, Sagitta	0,2	0,75	-	-

* – данные по [Битюков, 1966]

лабильности исследуемой системы [Латманизова, 1972; Насонов, 1959]. Так, для двигательных реакций реобазы минимальна у высших раков и максимальна у копепод. Величины хронаксии также минимальны у эуфаузиид и максимальны у полихет. Аналогичная тенденция, по данным светоизлучения, прослеживается с трудом. Относительно высокий уровень реобазы имеется у динофлагеллят, однако максимален он у эуфаузиид, возможно, ввиду указанных выше причин.

Минимальная величина гальванического порога, вызывающего светоизлучение, отмечена у копепод (табл. 22). Как было отмечено в предыдущем разделе, для *Pleuromamma piseki* зарегистрированы наиболее низкие значения – до $0,22 \text{ мА} \cdot \text{мм}^{-2}$. Сближение минимальных порогов, вызывающих раздражение двигательных и биолюминесцентных структур у веслоногих раков, по нашему мнению, свидетельствует о достаточной примитивности механизма экскреции светового субстрата у данной группы. Несмотря на то что специальных мышечных элементов, вызывающих выдавливание гранул фермента и субстрата в окружающее пространство, у копепод не обнаружено [Clarke et al., 1962], это действие, видимо, может инициироваться, например, при более сильном сокращении, в особенности абдоминальных мышц, что, в принципе, и возможно при увеличении силы раздражения либо посредством возрастания давления внутриполостной жидкости при изгибе тела.

В целом зависимость порога биолюминесцентной и двигательной реакций от параметров внешних стимулов представлена гиперболой (рис. 34). Как видно из рисунка, правая часть обоих графиков идет параллельно оси абсцисс, отстоя от нее на величину реобазы, а левые части асимптотически приближаются к оси ординат. Однако степень такого приближения в случае разных реакций не одинакова. Если прологарифмировать данные зависимости для обоих видов реакций, то наклон полученных прямых, определяемых тангенсом угла при абсциссе, будет различным. Именно отношение катетов, отсекаемых на оси ординат и на оси абсцисс, даст величину крутизны исходной параболы. На рис. 35 представлены логарифмированные данные реакций светоизлучения и движения. Следует отметить, что приведенные кривые относятся лишь к «восходящим» участкам кривых «сила – длительность», т. е. к тем отрезкам временного действия внешних стимулов, где время влияет на возникновение пороговой реакции [Насонов, 1959]. Из рис. 33 и 34 видно, что в среднем наклон прямых, полученных по реакции биолюминесценции, более резкий. Степень наклона, или «фактор крутизны», приводится для разных видов планктона в таблице. Сравнение их показывает, что «крутизна» всегда выше для биолюминесцентных реакций.

По данным Д. Н. Насонова [1959], фактор крутизны n наиболее высок у быстро реагирующих, эволюционно более зрелых тканей или организмов. Характер кривых на рис. 35 свидетельствует о большей чувствительности мышечной мускулатуры, контролирующей двигательные процессы, к длительности стимулов в области их коротких значений, чем структур, ответственных за биолюминесценцию. Действительно, физиологический смысл этих различий в том, что в области коротких интервалов действия тока, на-

пример уменьшение длительности его воздействия в 5 раз, требуется увеличение силы тока также в 5 раз (при этом «крутизна» будет соответствовать единице), а если необходимо изменение силы в 2,5 раза, то степень крутизны будет соответствовать 0,5. В нашем случае каждое изменение длительности стимула в n раз требует увеличения тока приблизительно в 1,45 раза (для *Heterorhabdus*) и т.д.

На шкале воздействующих на организм сил и длительностей их приложения существуют менее и более адекватные участки. В пределах последних, т.е. физиологически адекватных интервалах параболы «сила – длительность» существуют наиболее значимые отличия с другими подобными параболами, характеризующими разные таксономические группы. Проиллюстрируем это примером. Попробуем рассчитать возбудимость структур, определяющих двигательные реакции и реакции светоизлучения по формуле, предложенной Д. Н. Насоновым [1955], исходя из постулата, что истинная возбудимость должна определяться величиной, обратной пороговой энергии. Отсюда следует, что возбудимость биолюминесцентных структур имеет более узкий временной участок, на котором она максимальна, чем это имеет место в возбудимости двигательных структур. Если для биолюминесценции более адекватно время воздействия стимула порядка единиц миллисекунд, то двигательную систему одинаково эффективно запускают стимулы и более короткого времени действия. Так, на основе достаточно выраженной корреляционной связи между длительностью стимулирующего раздражения и продолжительностью вспышки ($r = 0,83$) установлено, что время взаимодействия копепод с раздражителем около 3-5 мс совпадает с наиболее адекватным отрезком времени, характеризующим наибольшую возбудимость биолюминесцентных структур [Евстигнеев, 1986].

Таким образом, характеристики раздражимости планктонных организмов разных систематических групп существенно различаются, причём они ниже у высокоорганизованных форм. При этом вне зависимости от уровня биологической организации (систематической принадлежности) организма реобазы и степень крутизны кривой сила – длительность всегда выше для систем, обеспечивающих биолюминесценцию, однако степень отличия возрастает с повышением систематической принадлежности организма.

3.5. Видовая специфичность размещения и дифференциальной активности биолюминесцентных желез у ракообразных (копеоды, остракоды)

Морфофизиологической основой свечения веслоногих является система кутикулярных желез, открывающихся наружу поровым отверстием и содержащих компоненты фермент-субстратного комплекса, обеспечивающего эмиссию света. Количество и локализация таких желез установлены для массовых видов веслоногих рачков [Евстигнеев, 1982; Евстигнеев, Битюков, 1990; Крылов, 1969; Barnes, Case, 1972; Clarke et al., 1962; David, Conover, 1961; Herring et al., 1993]. В ряде случаев, однако, кинетику световых сигналов

и их амплитудно-временные характеристики сложно объяснить суммарным запасом люминесцирующего субстрата и размерами организма [Евстигнеев, 1985; Евстигнеев, Битюков, 1990; Harvey, 1952; Herring, 1976 a,b, 1978, 1989; Nealson et al., 1986]. Специфика светоизлучения веслоногих даже внутри одного рода нуждается в дополнительных исследованиях активности различных групп кутикулярных биолюминесцентных желез, а также степени синхронности и частоты включения их в светоизлучение у разных видов [Евстигнеев, Битюков, 1990; Herring, 1989; Herring et al., 1993; Nealson et al., 1986]. Так, при изучении средних величин энергии различных видов копепод рода *Pleuromamma* выявилась разительная картина межвидовой изменчивости параметров биолюминесценции (см. рис. 22). Поэтому важной целью исследований было определить причины выявленного феномена, в том числе видовую специфичность дифференциальной активности биолюминесцентных желез у веслоногих ракообразных.

С целью максимального обездвиживания животных в поле зрения бинокляра МБС-2 с сохранением у них нативных функций использовали два метода. Первый применялся для относительно крупных видов – *Pleuromamma abdominalis*, *P. xiphias* – и заключался в модифицированный для визуального наблюдения процесса раздражения электрическим током метод. Фиксацию осуществляли быстрополимеризующимся клеем «Циакрин». Такие условия несущественно влияют на отправление жизненных функций рачков, переживающих в закрепленном состоянии десятки дней [Светличный, Яркина, 1989; Price et al., 1983; Sykes, Huntley, 1987]. Животных приклеивали латерально со стороны пигментного пятна, перпендикулярно оси тела, что исключало экранирование торакса для наблюдателя. Активных взрослых особей отсаживали в стекла с лунками, находящиеся в бюксах (200 мл) и приподнятые к поверхности воды. Небольшой ее слой в лунке способствовал положению рачков «на боку», в котором в течение нескольких секунд кронштейн прикасался нанесенным на него клеем к пигментному пятну. Сразу после фиксации стекло заглубляли и удаляли; кронштейн с организмом укрепляли в штативе таким образом, чтобы тело рачка находилось между двумя хлорсеребряными электродами.

Второй метод использовали для более мелких видов веслоногих – *P. gracilis* и *Lucicutia flavicornis*. На дно кюветы для электрической стимуляции помещали рыхлый, размоченный морской водой, слой ваты. При перенесении в кювету исследуемые рачки быстро запутывались антеннулами и плавательными ножками, что приводило к относительно полной их фиксации и позволяло наблюдать светоизлучение. В обоих случаях биолюминесцентная реакция индуцировалась электрическим раздражением. Сильные по величине импульсы (10 мс, 200 В) и слабые (10 мс, 40 В) заведомо превышали пороговые для веслоногих рачков [Евстигнеев, 1985, 1989, 1990; Herring, 1989].

В табл. 23 представлены результаты электрической стимуляции светоизлучения у четырех видов веслоногих. В режиме слабого внешнего раздражения от 5 до 22 % особей не ответило светоизлучением. Активность тех или иных групп желез при этом различалась. Для всех *Pleuromamma* частота

высвечиваемости абдоминальных желез [Евстигнеев, 1982; David, Conover 1961; Herring, 1989] при слабой стимуляции была в 2 – 12 раз выше, чем для других групп.

Таблица 23. Количество организмов разных видов веслоногих ракообразных, высветившихся на электрическую стимуляцию разной силы, %.

Виды	Ответившие на стимуляцию, %	
	Слабую	Сильную
<i>P. gracilis</i>	85 (15)	100 (12)
<i>P. xiphiias</i>	83 (11)	100 (4)
<i>P. abdominalis</i>	95 (35)	100 (38)
<i>L. flavicornis</i>	78 (18)	100 (11)

Примечание. В скобках приведено количество испытанных организмов.

При этом непарная железа не светоизлучала. У *L. flavicornis* максимальной активностью обладали железы плавательных ног, превышая активность других желез в 3–60 раз. При сильном раздражении частота светоизлучения разных групп желез у *Pleuromamma* сравнима с таковой абдоминальных желез либо даже превышает ее (*P. xiphiias*).

Характерно повторение тенденции меньшей интегральной люминесцентной активности у *L. flavicornis* и *P. xiphiias* при обоих вариантах стимуляции. Суммарная активность всего набора желез для этих видов ниже, чем для двух других.

Результаты анализа частоты биолюминесценции исследованных видов, сопровождающейся выбросом секрета внутриклеточного свечения, показали, что при слабом раздражении доля организмов, ответивших выбросом секрета в среду, невелика и составляет от 0 у *L. flavicornis* до 0,33 у *P. gracilis*. При сильном раздражении количество таких особей возрастает в 1,5 – 2 раза, составляя от 0,18 у *L. flavicornis* до 0,75 у *P. xiphiias*. Значимость различия подтверждается статистически применением критерия «хи-квадрат» ($\chi^2_{\text{экс}} = 16,22 > \chi^2_{01} = 6,63$), например для *P. abdominalis* [Урбах, 1968].

Вклад разных групп желез в светоизлучение тем или иным способом также различен. При сильном раздражении 42 % *P. gracilis* выбрасывали секрет в воду. Торакальные железы при этом излучали только внутриклеточно. Это касается и непарной железы, в целом малоактивной (табл. 24). Для видов рода *Pleuromamma* частота высвечивания желез, локализованных на теле, существенно отличается от ее значений для абдоминальных органов свечения. Железы торакса, головы, просомы, например у *P. gracilis*, при слабой стимуляции в 3–10 раз чаще биолюминесцировали внутриклеточно. При интенсивной стимуляции светоизлучает большинство желез, однако с выбросом секрета – преимущественно абдоминальные у *Pleuromamma* и железы конечностей у *Lucicutia*. У последней выброс секрета при указанных условиях раздражения отмечен только железами конечностей ($n = 29$).

Межвидовая специфичность в суммарной доле особей, отвечающих светоизлучением с выбросом секрета, доказывается статистически [Флейс,

1989] при сравнении пропорций методом «хи-квадрат» ($\chi^2_{экс} = 14,56 > \chi^2_{01} = 11,3$). Это подтверждает существование межвидовых различий в активности биолюминесцентных желез веслоногих.

Представленные выше результаты основывались на анализе лишь первых «стартовых» раздражений. Последующие последовательные стимуляции рачков импульсами той же длительности и силы с частотой порядка 0,1 Гц показали, что количество вовлеченных в процесс светоизлучения желез (и их групп) при последовательных раздражениях слабыми и сильными импульсами тока существенно меняется. В частности, отчетливо проявляется тенденция вовлечения в светоизлучение новых желез с каждым последующим раздражением при слабой стимуляции. Обратная картина наблюдается в ответ на сильные раздражения. Полученные данные свидетельствуют о специфичности в активности биолюминесцентной системы.

Уместно указать на то, что биолюминесценция рачков, приводящая к внешнему светоизлучению посредством выброса секрета, первоначально выступала как некий общий и основной ее механизм [Burkenroad, 1943; Clarke et al., 1962; David, Conover 1961]. Более поздние работы свидетельствовали о существовании возможности свечения и внутри протоков желез [Евстигнеев, 1982; Bannister, Herring, 1989], а также декларируется возможность окисления люциферина у веслоногих без попадания в среду [Bannister, Herring, 1989; Herring, 1989].

Таблица 24. Частота высвечивания различных групп желез у веслоногих ракообразных с выбросом секрета (+) и без выброса (-) при слабом (I – 10 мс, 40 В), и сильном (II – 10 мс, 200 В) раздражениях.

Группы желез	Ак- тив- ность	P. gracilis		P. abdominalis		P. xiphias			L. flavi- cornis
		I n=15	II n=12	I n=35	II n=38	I n=11	II n=4	I n=18	II n=11
Головы	+	0,06	0,17	0,06	0,37	0,00	0,25	0,00	0,00
	-	0,20	1,00	0,29	0,63	0,36	1,00	0,11	0,64
Просомы	+	0,00	0,00	0,00	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00
	-	0,13	1,00	0,11	0,74	0,18	0,00	0,11	0,45
Торакса	+	0,00	0,00	0,00	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00
	-	0,13	1,00	0,29	0,79	0,18	0,00	0,22	0,64
Непарная	+	0,00	0,00	0,00	0,16	0,00	0,00	-	-
	-	0,13	0,92	0,06	0,63	0,00	0,00	-	-
Уросомы	+	0,33	0,42	0,23	0,47	0,18	0,50	-	-
	-	0,60	0,83	0,51	0,47	0,64	0,50	-	-
Конечностей	+	-	-	-	-	-	-	0,00	0,18
	-	-	-	-	-	-	-	0,56	0,64
Все железы	+	0,33	0,42	0,23	0,63	0,18	0,75	0,00	0,18
	-	0,61	0,58	0,77	0,37	0,73	0,25	0,78	0,82

Примечание: знак «-» означает отсутствие данной группы желез.

По-видимому, степень раздражения выступает в качестве управляющего начала, формирующего тот либо иной тип биолюминесценции. Слабые по силе внешние раздражения вызывают короткие и малоинтенсивные вспышки внутриклеточного генезиса – это «начальная компонента», характеризующаяся минимальными лаг-фазой и общей продолжительностью [Latz et al., 1987].

«Вторичная компонента» – видимо, результат более сильного раздражения, приводящего к выбросу секрета. Такие сигналы отличаются высокой интенсивностью и длительным декрементом затухания [Евстигнеев, 1985]. Дифференцированный анализ частотных характеристик активности биолюминесцентных желез разных групп свидетельствует о преимущественной биолюминесценции «с выбросом» у органов, расположенных на дистальных частяхдвигающихся элементов (плавательные ножки, abdomen). При низких значениях чисел Рейнолдса, характерных для плавания веслоногих [Степанов, Светличный, 1981], такой механизм биолюминесценции, возможно, более оптимален [Herring, 1989]. Под оптимумом в данном случае представляется определенный отрыв выброшенного светящегося облака на какое-либо расстояние от хозяина, выброс облака за пределы ламинарных потоков пристеночного пограничного слоя. Большая вариабельность в кинетике и интегральной энергии биолюминесцентных вспышек, представляющая из себя комбинационные варианты вне- и внутриклеточной биолюминесценции, а также дифференциальная активность в системе желез свидетельствуют о мультифункциональности использования биолюминесценции [Harvey, 1952; Herring, 1976, 1989]. Короткие малоинтенсивные вспышки (внутриклеточное свечение) могут нести, например, предупредительную функцию и возникать за счет слабых внешних стимулов. Другой тип биолюминесценции осуществляется при выбросе секрета в воду. Обладая определенным послесвечением [Bannister, Herring, 1989; David, Conover, 1961], а также упоминаемой рядом авторов способностью его приклеиваться к твердым поверхностям (хитиновые части хищников) [Тарасов, 1956; Barnes, Case, 1972], такие светящиеся облака, оставаясь на месте атаки, дезориентируют и демаскируют нападавших. В этом случае возможен и механизм «тревожного сигнала» (buglar alarm), способствующий сохранению светящихся форм за счет привлечения вторичных и третичных консументов [Burkenroad, 1943].

Таким образом, представленные материалы свидетельствуют о наличии у веслоногих сложного соподчиненного механизма функционирования биолюминесцентных желез, активность которых может различаться не только на межродовом и межвидовом уровнях, но также определяться силой внешнего раздражения. Дискретность раздражения во времени также влияет на активность биолюминесцентной системы. Это свидетельствует о возможной мультифункциональности биолюминесцентной системы веслоногих рачков.

Существенно иные функциональные зависимости светоизлучения выявлены у остракод. Исследовано 234 экз. остракод семейства Halocypridae,

принадлежащих к 21 виду. Количество испытанных на способность к биолюминесценции организмов, их видовая принадлежность, а также процент высвечивания, вычисленный в целом для каждого вида без дифференциации на стадии и пол, указаны в табл. 26. Как видим, процент высвечивания для большинства видов остракод достаточно высок. Ввиду низкой высвечиваемости индивидуумов у *Conchoecia spinirostris* (23,7%) и *Halocypris inflata* (14,3%) использовали статистический анализ альтернативных признаков для оценки достоверности отнесения этих видов в группу светящихся. При оценке альтернатив в долях единицы выборочную ошибку абсолютной частоты находили по формуле (3.13) [Евстигнеев, Драпун, 1991] :

$$m_p = \sqrt{n \frac{P(1-P)}{n}}, \quad (3.13)$$

где: m_p – выборочная ошибка альтернативных признаков (высветившихся или не высветившихся);
 P – частота одного из признаков;
 n – число испытаний.

Для *C. spinirostris* доверительный интервал доли светящихся организмов составил $23,7 \pm 10,9\%$, что свидетельствует о достоверности биолюминесценции этого вида. Для *H. inflata* выборочная ошибка превысила (25,9%) средний процент высвечивания, свидетельствуя о сомнительности свечения этого вида. Таким образом, 15 из 21 вида остракод, по нашим данным, являлись биолюминесцентами (табл. 25).

Согласно полученным результатам, биолюминесценция всех видов носит импульсный характер. При этом вид стимуляции влияет на основные параметры вспышек, что ранее отмечалось нами у светящихся копепод [Евстигнеев, 1985] и динофлагеллят [Токарев, 1990]. Электрическая стимуляция остракод короткими импульсами (1 мс) при частоте 1 Гц вызывает не переходящую в тетанус серию вспышек длительностью $0,4 \pm 0,1$ с. При увеличении времени индуцирующего импульса до 50 мс общая длительность вспышек остракод возрастает до $1,5 \pm 0,7$ с, что сравнимо с сигналами, полученными при химическом раздражении.

Сила стимула также существенно влияет на энергетический выход световых реакций. Если при пороговых величинах раздражения около $1,6\text{--}1,8$ $\text{мА} \cdot \text{мм}^{-2}$ амплитуда вспышек соответствовала $5,5 \pm 3,1$ усл. ед., то при плотности индуцирующих импульсов около $3,4$ $\text{мА} \cdot \text{мм}^{-2}$ амплитуда вспышек *C. atlantica* возросла в 5–6 раз. Зависимость от силы раздражения представлена на рис. 38. Как видно, существует определенный оптимум стимуляции, с превышением которого энергетический выход светоизлучения снижается. Ранее это отмечалось для копепод родов *Metridia*, *Pleuromamma* [Евстигнеев, 1985; Шевырнов, 1972 а,б], перидиниевых водорослей *Noctiluca* [Nicol, 1958 а]. Характерным является то, что величина оптимума стимуляции по амплитуде у остракод выше, чем у перидиней и копепод – наиболее массовых биолюминесцентов.

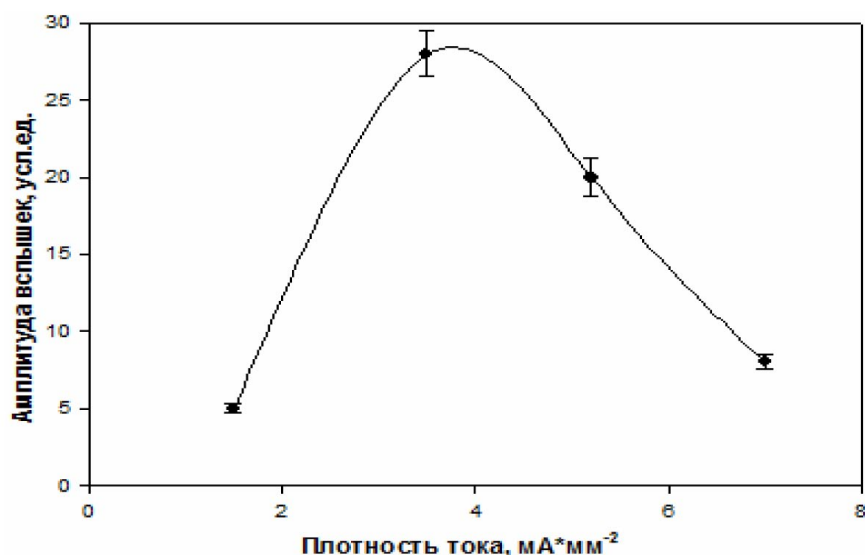


Рис. 38. Зависимость амплитуды вспышек *C. atlantica* от величины раздражающего тока

Таблица 25. Результаты высвечивания остракод при химической стимуляции.

Вид	Наличие вспышек		Высвечивание, %
	Да	Нет	
<i>Archiconchoecia striata</i>	-	6	0
<i>Halocypris inflata</i>	1	6	14,0
<i>Conchoecia acuminata</i>	4	1	80,0
<i>C. atlantica</i>	40	8	83,3
<i>C. bispinosa</i>	1	-	100,0
<i>C. concentrica</i>	-	1	0
<i>C. curta</i>	5	-	100,0
<i>C. daphnoides</i>	2	-	100,0
<i>C. echinata</i>	15	7	68,2
<i>C. elegans</i>	18	6	75,0
<i>C. macrocheira</i>	-	2	0
<i>C. magna</i>	4	1	80,0
<i>C. oblonga</i>	8	5	61,5
<i>C. parthenoda</i>	-	2	0
<i>C. porrecta</i>	-	3	0
<i>C. procera</i>	9	4	64,3
<i>C. secernenda</i>	3	3	50,0
<i>C. spinifera</i>	2	-	100,0
<i>C. subarcuata</i>	1	-	100,0
<i>C. spinirostris</i>	14	44	23,7
<i>C. sp.</i>	5	2	71,4

Оценка возрастных, половых и видовых особенностей пороговых величин раздражения биолюминесценции для большинства видов остракод затруднительна ввиду небольших выборок. В целом различия невелики, как отмечалось ранее [Рудяков, 1967]. У *C.spinirostris* параметры биолюминесценции для

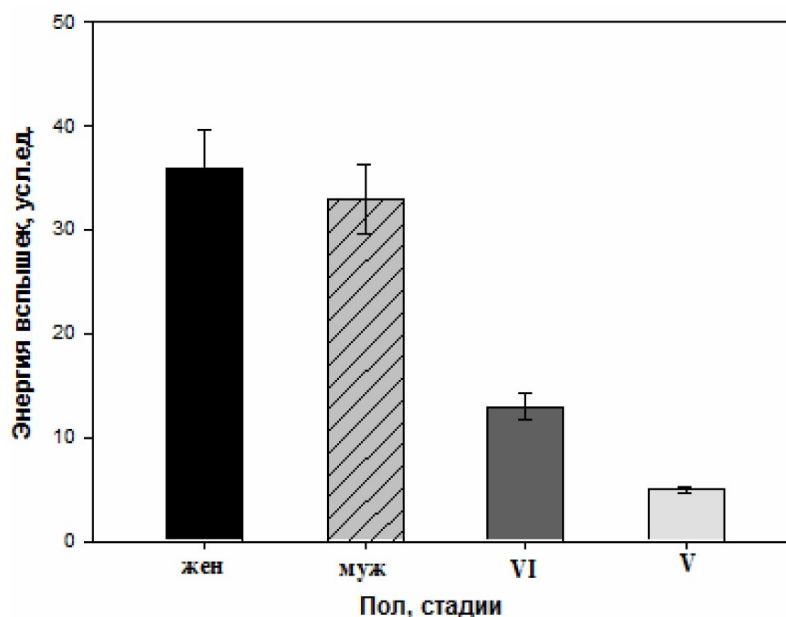


Рис. 39. Соотношение величин энергии световых вспышек, индуцированных электрическим током у взрослых и неполовозрелых стадий *C. spinirostris* [Евстигнеев, Драпун, 1991].

ряда стадий видны из рисунка 39 [Евстигнеев, Драпун, 1991], из которого следует, что максимальная интегральная энергия светоизлучения характерна для самок (рис. 39). Такую закономерность можно проследить по средним величинам энергии вспышек и для ряда других видов, однако следует учитывать, что дисперсия параметров, особенно энергии (как производной от средней интенсивности и длительности светоизлучения) вспышек, достаточно высока. Межвидовые различия в параметрах биолюминесценции слабо выражены.

Сравнение энергетических и временных характеристик у особей разных видов одной возрастной группы не позволяет их достоверно дифференцировать по примеру копепод [Битюков, Евстигнеев, 1982]. Максимальные величины амплитуды биолюминесцентных сигналов у остракод составляли при химическом раздражении $5,6-8,4 \cdot 10^{-3}$ мкВтсм⁻² (на расстоянии 10 мм от фотокатода ФЭУ). Это приблизительно на порядок ниже величин, характеризующих светоизлучение веслоногих рачков [Битюков, Евстигнеев, 1982]. Средние значения амплитуды одиночных вспышек у остракод были ниже максимальных на 1–2 порядка. Принимая во внимание вариацию параметров энергетике светоизлучения индивидуумов одного вида, а также возможную специфичность светоизлучения разных видов планктона, все же можно констатировать пониженную энергию биолюминесцентных вспышек остракод по сравнению, например, с копеподами.

В табл. 26 представлен ряд параметров светоизлучения некоторых видов ракушковых и веслоногих рачков. Как видно, средние значения амплитуды, интенсивности и интегральной энергии вспышек, индуцируемых химически, заметно ниже у остракод. Продолжительность светоизлучения у них также в среднем меньше.

Таблица 26. Светоизлучение некоторых видов ракушковых и веслоногих* рачков при одиночных вспышках, индуцированных химически.

Вид	n	Длительность, L , с		Амплитуда A , $\times 10^{-4}$ мкВт·см $^{-2}$		Средняя интенсивность H , $\times 10^{-4}$ мкВт·см $^{-2}$		Общая энергия E , $\times 10^{-4}$ мкВт·см $^{-2}$	
		\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ	\bar{x}	σ
<i>Pleuromamma gracilis</i>	100	1,67	1,62	207,0	102,0	66,5	58,8	3081	3382
<i>Lucicutia gemina</i>	3	0,61	0,25	51,8	53,2	22,4	30,1	703	986
<i>Oncaea conifera</i>	150	1,72	2,07	57,4	64,4	16,1	31,5	683	1163
<i>C. spinirostris</i>	6	0,70	0,43	11,3	11,1	3,4	2,0	27,4	25,5
<i>C. procera</i>	13	1,00	0,69	19,7	24,3	3,9	2,9	55,8	64,4
<i>C. elegans</i>	7	0,39	0,23	9,8	8,8	4,1	2,2	14,9	11,6

* Данные приведены из работ: [Евстигнеев, 1986; Евстигнеев, Драпун, 1991]

Оценка потенциального запаса продуктов биолюминесценции, осуществляемая путем тетанизирующего раздражения электрическими импульсами [Евстигнеев, 1983] вплоть до полного иссякания светового субстрата, показала меньшее по сравнению с копеподами родов *Pleuromamma* и особенно *Опсаеа* [Евстигнеев, 1988 б] число реализованных ответов. Так, у *C. atlantica* среднее их число в ответ на стимуляцию импульсами тока $3,4 \text{ мА} \cdot \text{мм}^{-2}$ длительностью 25 мс и частотой 1 Гц составило $12,5 \pm 9,3$ ($n=18$), у *C. oblonga* – $13,6 \pm 4,4$ ($n = 5$) усл. ед. Для сравнения *L. flavicornis* генерировали 20 вспышек, *P. gracilis* – 45, а *O. conifera* – до 120. Это обстоятельство свидетельствует о различиях потенциального запаса светящегося субстрата в биолюминесцентных железах остракод и копепод. Так, у *C. atlantica* он составил 212 ± 181 ($n = 8$), у *C. oblonga* – 314 ± 212 ($n = 5$) усл. ед. У копепод эта величина выше в несколько раз [Евстигнеев, 1988 б].

Способность к светоизлучению разных видов остракод остается до конца не установленным, что неоднократно отмечалось [Гительзон и др., 1969; Bioluminescence in action, 1978]. Работами М. Энжела [Angel, 1968] и Ю. А. Рудякова [1967] этот пробел частично восполнен. Наши данные подтверждают способность 15 из 21 исследованных видов отвечать вспышкой света на внешнее раздражение. Отрицательный результат показали *A. striata*, *C. concentrica*, *C. macrocheira*, *C. parthenoda*, *C. porrecta*. Если для первых четырех видов этот вывод не может быть строгим ввиду малых выборок, то *A. striata* скорее всего не обладает способностью к биолюминесценции. Свечение *H. inflata* также вызывает сомнение, что доказано статистически. Ю. А. Рудяков (1967) считает, что виды рода *Halocypris* не имеют биолюминесцентных желез. Таким образом, большая часть исследованных видов остракод, являющихся преимущественно массовыми формами в планктоне Тропической Атлантики и Средиземного моря, способны излучать свет. Это – качественное отличие от доли биолюминесцентных среди веслоногих рачков [Евстигнеев, Битюков, 1988]. Полученные нами данные о распределении и количестве биолюминесцентных желез у остракод дополняют ранее проведенное исследование [Angel, 1968].

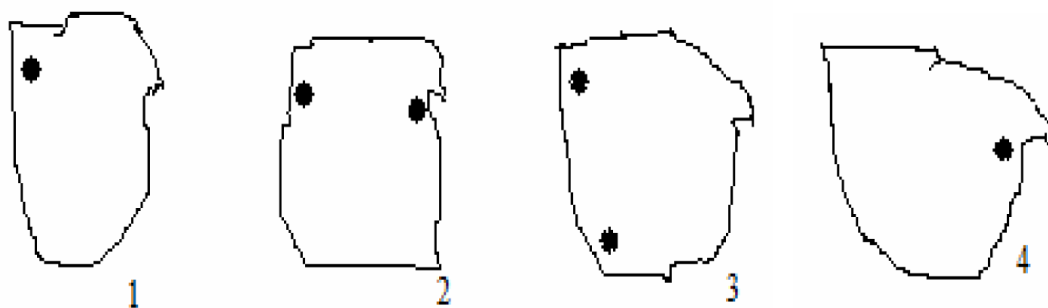


Рис. 40. Расположение биолюминесцентных желез, выделяющих светящийся секрет у остракод: 1) *C. atlantica*; 2) *C. echinata*; 3) *C. oblonga*; 4) *C. Acuminate* [Евстигнеев, Драпун, 1991].

Из рис. 40 видно, что распределение желез и их локализация являются характерными в целом для галоциприд [Angel, 1972]. Распределение световых желез видоспецифично, что дает возможность таксономической идентификации остракод по топографическому рисунку и числу биолюминесцентных органов. Число их у остракод существенно меньше, чем у копепод [Евстигнеев, 1982; Bioluminescence in action, 1978], что, видимо, и явилось причиной более низкого уровня энергетических характеристик световых ответов остракод по сравнению с веслоногими рачками.

Однако биолюминесценция может являться функцией размеров самих желез, что частично подтверждается данными о ее возрастании в онтогенезе (см. рис. 39), а также, возможно, и тем, что химическая природа эмиттера и сами типы реакций «люциферин – люцифераза» у представителей этих двух отрядов различны [McCarra, Hart, 1980].

Приспособительное значение биолюминесценции низших ракообразных, фотогенная ткань у которых специализирована, представляется в виде мюллеровской или бейтсовской мимикрии [Morin, 1983]. Запуск реакции свечения, осуществляемый адекватным внешним стимулом, скорее всего механическим по природе, скоординирован с двигательной реакцией, что зачастую связывается с апосематическим предупреждением. Особенности ракушковых рачков можно считать, во-первых, отсутствие спонтанного свечения в условиях лаборатории [Рудяков, 1967], что также отмечено и нами: помещенные в кювету емкостью 20 мл 15-20 экз. *C. atlantica* не генерировали вспышек, несмотря на столкновения друг с другом и со стенками камеры, что ранее отмечалось у копепод [David, Conover, 1961]. Во-вторых, особенностью биолюминесценции остракод оказывается наличие у них сравнительно высокого порога раздражимости биолюминесцентной системы, превышающего в 5-8 раз таковой у копепод [Евстигнеев, 1983], при одинаковых порогах запуска двигательных систем (0,1–0,2 мА·мм²). Наконец, важной особенностью биолюминесценции остракод оказывается их способность реагировать на фоновое освещение [Рудяков, 1967], причем интенсивный широкополосый свет триггирует люминесценцию [Tsuji et al., 1970].

К сожалению, не известно, какая величина внешнего воздействия со стороны хищника вызывает световую реакцию остракод. Однако отсутствие

генерации вспышек остракодами при обычных, достаточно интенсивных перемещениях позволяет считать, что уровень таких тактильных взаимодействий ниже порога запуска системы экскреции субстрата и фермента. Истинным порогом, возможно, является непосредственный акт поимки хищником, при этом наличие системы светоизлучения для индивидуума будет иметь меньшую ценность. Таким образом, основная часть исследованных видов остракод (табл. 26) способна излучать свет. При этом энергетические и временные характеристики светоизлучения остракод отличаются от таковых у близких к ним веслоногих рачков и составляют лишь часть от уровня последних. Не вызывает сомнения видовая специфичность в локализации и числе биолюминесцентных желез у остракод, равно как и тенденция возрастания энергетических характеристик биолюминесценции остракод в их онтогенезе, а также зависимость параметров их светоизлучения от силы раздражения.

Таким образом, ряд выявленных нами в данном разделе монографии характерных черт биолюминесценции планктонтов позволяет предполагать multifunctionality их системы светоизлучения.

ГЛАВА IV

ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ПАРАМЕТРЫ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ ПЛАНКТОНТОВ, ХАРАКТЕРИСТИКИ ИХ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ОКЕАНА

Физические поля пелагиали – фундаментальный абиотический фактор экологии гидробионтов [Пелевин, 1983; Саломатин и др., 1983; Токарев, 2001; Campbell, 1990; Kushnir et al., 1997]. Оптическое, гео- и электромагнитное, акустическое, электрическое, тепловое, гравитационное, радиационное поля – все они воздействуют на морские организмы и используются населением пелагиали для ориентации в пространстве, избегания хищников, охоты, внутривидового общения и т.д. Важнейшая экологическая роль физических полей для гидробионтов не вызывает сомнения [Токарев, 2006].

Влияние факторов среды, преимущественно абиотических, в значительной мере исследовано на ряде бактериальных культур и динофитовых водорослях [Токарев и др., 1982; Токарев, Евстигнеев, 2008; Тюлькова, Филимонов, 1969]. На более высокоорганизованных организмах таких работ сделано значительно меньше в силу сложности содержания, их моделирования жестких условий проведения факторного, как правило, многократного эксперимента, наконец, просто их получения [Токарев, 2006]. Тем не менее ряд выводов, накопившихся к настоящему времени, позволяет в определенной мере охарактеризовать в качественных или уже в количественных показателях воздействие тех или иных внешних факторов на планктонтов и их биолюминесценцию [Tokarev et al., 2010].

4.1. Влияние освещённости на биолюминесценцию планктонтов

Свет является одним из важнейших абиотических факторов среды, который влияет на функциональное состояние гидробионтов [Гнубкин, 2010; Доскин, Лаврентьева, 1991; Куликовский, 1985; Оранский, Царфис, 1989; Степанова, 1986; Aschoff, 1984; Froberg, 1981]. Биологические ритмы (экзогенные и эндогенные) – периодически повторяющиеся изменения интенсивности и характера проявления биологических процессов и явлений. Экзогенные биологические ритмы – ритмы, отражающие воздействия внешней среды и зависящие от физиологического состояния организма. Эндогенные

биологические ритмы, напротив, связаны с внутренними процессами в организме и зависят от природных условий [Чернышев, 1980].

Циркадные ритмы, зарегистрированные у большинства светящихся гидробионтов, это – ритмы, при которых субстраты биолюминесцентной реакции (люциферины) окисляются и восстанавливаются с каждым циклом день – ночь [Bode et al., 1963; Lapointe, McMurrey, 1971; Morse, 2008], весьма стабильны и не изменяются даже при изменении некоторых параметров среды [Haddock et al., 2010].

Диапазон суточной изменчивости интенсивности биолюминесценции у гидробионтов простирается от практически полного его отсутствия у микробных биолюминесцентов и светящихся обитателей батипелагиали до синхронного с суточным ритмом естественного освещения процесса световылучения у ряда фотосинтезирующих водорослей [Битюков, 1968; Битюков, Евстигнеев, 1980; Гительзон и др., 1992].

Количественные характеристики суточных ритмов биолюминесценции морских организмов достаточно освещены в литературе, но в основном речь идёт о представителях фитопланктона [Гительзон и др., 1992; Евстигнеев, Битюков, 1986]. Результаты исследований характеристик суточных ритмов световылучения биолюминесцентов, а также изменений интенсивности формируемого ими поля биолюминесценции можно в кратком виде свести к следующему. Биолюминесценты – фототрофы из динофлагеллят, имели два типа суточной ритмики: эндогенный и экзогенный. Однако и в первом и во втором случаях ночной уровень их биолюминесценции превосходит дневной в 30-100 раз [Токарев, 2006; Tokarev et al., 2002]. Естественно предположить, что суточная ритмика интенсивности поля биолюминесценции (ПБ) является функцией, в первую очередь, суперпозиции циркадианных ритмов фототрофов и гетеротрофов, входящих в состав ценоза планктона, изменения их численности в результате миграций и межвидовых трофических взаимоотношений.

Детальные исследования суточных изменений интенсивности ПБ в морях Средиземноморского бассейна, различных зон Атлантического океана и его акватории у Антарктиды показали, что в тех регионах океана, где основной вклад в формирование поля биолюминесценции вносят динофлагелляты, суточная вариабельность энергетических характеристик биолюминесценции в экологически чистых регионах выражена наиболее значительно. Так, в целом для слоя 0-100 м коэффициент превышения ночного (X_N) над дневным (X_D) уровня свечения ($k = X_N \cdot X_D^{-1}$) составлял для таких регионов от 30 до 100. Причем в отдельных прослойках фотического слоя величина такого коэффициента в некоторые сезоны может превышать 2 порядка [Токарев, 2006].

Менее выражена суточная изменчивость поля биолюминесценции в зонах взаимодействия вод шельфовых и глубоководных акваторий, приходящихся на области материкового склона. Здесь величина k для фотического слоя, как правило, не превышала значений 5-10. Наконец, в олиготрофных открытых океанических водах, где суточная кинетика поля биолюминесценции в значительной мере определяется вертикальными миграциями план-

ктонных организмов и их этологическими взаимодействиями (выедание, охота, избегание, маскировка, приманивание и т.д.), величина k для фотического слоя обычно не превышает 5. В некоторых случаях (например, в Антарктическом секторе Атлантики) наблюдаются даже отрицательные значения этого коэффициента, т.е. превышения дневного уровня биолюминесценции над ночным, что объясняется особенностями видового состава биолюминесцентов, населяющих фотический слой этого региона.

Учитывая это, нами были систематизированы и обобщены особенности суточной ритмики светоизлучения организмов различных филогенетических групп. Для этого в лабораторных экспериментах определяли энергетические и временные характеристики свечения одиночных экземпляров типичных фотосинтезирующих биолюминесцентов (динофлагелляты *Ceratium fusus* и *Pyrocystis pseudonociluca*) и гетеротрофов (динофлагеллята *Noctiluca scintillans* [Tokarev et al., 2002], копеподы *Pleuromamma gracilis* и *Pleuromamma xiphias*) [Евстигнеев, Битюков, 1990], а также черноморских гребневигов-вселенцев *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* [Машукова, 2009].

Суточная ритмика гетеротрофных планктонных биолюминесцентов выражена значительно слабее, чем у фотосинтезирующих. Так, превышение ночного уровня интенсивности свечения над дневным у представителей различных филогенетических групп не превышает одного порядка (табл. 27). Именно из-за присущего растительному планктону циркадного ритма светоизлучения суточная изменчивость интенсивности биолюминесценции в Черном море имеет выраженный характер. Так, по данным многократных зондирований интенсивность биолюминесценции в ночное время превосходила здесь дневную в 20-70 раз, тогда как биомасса планктона ночью была больше дневной только в 1,5-2 раза.

Таблица 27. Суточный ритм интенсивности световой эмиссии биолюминесцентов различного филогенетического уровня (в процентах от максимального уровня).

Вид	Параметр вспышки	Время суток (ч)					
		0	4	8	12	16	20
<i>Pyrocystis pseudonociluca</i>	Амплитуда *	100,0	70,7	29,7	0,0	0,0	20,5
	Число организмов в экспериментах	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
	Число высветившихся организмов	73,8	61,8	0	0	0	44,4
<i>Noctiluca scintillans</i>	Амплитуда вспышки*	95,1	100,0	76,6	69,4	63,8	75,3
	Число организмов в экспериментах	100	100	100	100	100	100
	Число высветившихся организмов	96,4	97,5	78,9	80,7	88,2	91,8
<i>Pleuromamma gracilis</i>	Амплитуда вспышки*	98,2	100,0	66,4	68,9	78,3	91,4
	Число организмов в экспериментах	100	100	40	30	50	80
	Число высветившихся организмов	86,9	98,6	74,9	77,7	84,1	93,3

Существенно иная картина вертикального распределения изучаемых параметров наблюдалась в Ионическом море. Суточная динамика биомассы планктона и интенсивности биолюминесценции здесь меньше таковых в Черном море. Это уменьшение составило в дневное время около 3 раз по биомассе планктона и около 2 раз по интенсивности биолюминесценции ночью. В то же время, при близких абсолютных величинах интенсивности биолюминесценции в Черном и Мраморном морях, суточная ритмика ПБ выражена в последнем гораздо слабее. Так, превышение ночной биолюминесценции над дневной составляло здесь не более 10 раз, т.е. в 3-4 раза меньше, чем в Черном море. Причинами менее выраженной суточной динамики интенсивности биолюминесценции в Мраморном море является, во-первых, присутствие в массовом количестве в слоях максимальной светимости ночесветки, у которой суточный ритм свечения выражен слабо, и, во-вторых, существенным вкладом в формирование поля биолюминесценции здесь зоопланктона, в свечении которого гораздо слабее выражена суточная ритмика, нежели у фитопланктонных биолюминесцентных.

Для ряда ракообразных световая вспышка может стимулировать начало светоизлучения [Harvey, 1926; Kay, 1965; Neshiba, 1967; Tett, 1969]. Однако наличие суточного ритма биолюминесценции копепод, являющихся массовыми планктонными биолюминесцентами, не определено. Между тем, изучению ритмической активности уделяется большое внимание, поскольку она присутствует на всех уровнях организации живых форм, может касаться внутриклеточных механизмов и проявляться на уровне сообществ. Указанные ритмы весьма стабильны и не изменяются даже при повышении температуры. В связи с этим были поставлены 2 параллельных эксперимента для выяснения изменчивости характеристик светоизлучения копепод рода *Pleuromamma*, находящихся на протяжении суток при естественной освещенности и в темноте. В экспериментах использовали 2 вида копепод: *Pleuromamma gracilis* и *P. xiphioides*. Примерно по 100 половозрелых особей обоих видов в течение суток выдерживали при естественном освещении и температуре воды около 22°C. В дневные часы освещенность в помещении достигала 15000 лк. В темноте содержали эквивалентное количество раков. С целью выяснения светоизлучательной способности животных использовали электрическую и механическую стимуляцию. Плотность раздражающего тока в импульсе длительностью 25 мс составляла 1,5 мА • мм⁻².

Результаты опытов с применением электрической стимуляции *P. gracilis*, находящихся в течение 24 ч в темноте, показали, что значения всех параметров биолюминесценции на протяжении суток изменялись незначительно и, несмотря на несколько пониженный уровень сигналов в дневные часы, данное различие оказалось в пределах ошибки эксперимента. Таким образом, эндогенный элемент биолюминесцентной активности исследованного вида незначителен. Однако при выдерживании *P. gracilis* в условиях естественной освещенности на протяжении суток характеристики светоизлучения менялись. Интенсивность вспышек и их общая энергия были максимальны в полночь и минимальны в полдень (рис. 41). В среднем различие за

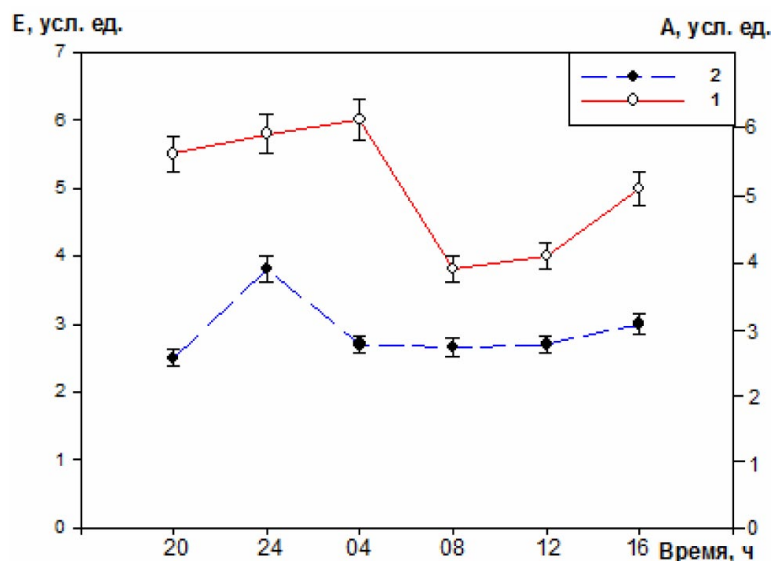


Рис. 41. Суточные изменения амплитуды (1) и общей энергии (2) биолюминесценции у *P. gracilis* при постоянной температуре.

данный промежуток времени составило для обоих измеряемых параметров 150 %. Аналогичная разница зафиксирована между средними значениями максимальных амплитуд. Эта тенденция отмечалась у *M. lucens*, содержащихся при дневном освещении [David, Conover, 1961].

Отличительной чертой биолюминесцентных сигналов в светлое время суток является разброс значений интенсивности свечения, о чем свидетельствуют большие коэффициенты вариации рассматриваемых характеристик. Например, таковой коэффициент вариации интенсивности свечения в дневные часы превышает его значение в темное время суток в 2 раза. Очевидно, нахождение организмов в течение эксперимента в небольшом объеме отражается на их физиологическом состоянии и, следовательно, биолюминесцентной активности. Следует также учитывать, что в дневные часы виды рода *Pleuromamma* находятся преимущественно на глубинах 300-500 м, характеризующихся более низкими температурами, отличными от поверхностных, при которых они находились в наших экспериментах, что также может сказаться на состоянии раков.

Различия в характеристиках биолюминесценции проявились также в числе ответов организмов на раздражение. Максимальное количество биолюминесцентных ответов зарегистрировано в 20 и 24 ч. В изменениях временных характеристик световых сигналов аналогичных тенденций не обнаружено.

Результаты механической стимуляции *P. xiphias* также показали различия в уровнях свечения в разное время суток. Максимальная энергия биолюминесценции зарегистрирована в полночь, а в рассветные часы среднее значение ее почти в 2 раза меньше. Минимальная величина энергии биолюминесценции была в полдень, составляя лишь треть ночного уровня. Аналогичные соотношения получены и для других энергетических характеристик свечения этого вида. Таким образом, в случае экзогенной мотивации указанной ритмической

активности в процессе генерации света внешним стимулом, контролирующим данный процесс, оказывается повышенный уровень освещенности. Механизмы, обуславливающие снижение уровня биолюминесценции, не определены. Учитывая естественные факторы, с которыми сталкивается индивидуум *in situ*, можно предположить, что повышенные уровни освещенности в период адаптивно и генетически закрепленных физиологических реакций, свободно протекающих в темноте, вызывают нарушение и дестабилизацию средних характеристик основных функций, что опосредованно сказывается на параметрах биолюминесценции.

Исследование суточной ритмики свечения черноморских гребневи́ков, обитающих преимущественно в фотическом слое и совершающих суточные вертикальные миграции, позволило ответить на вопрос о характере их светоизлучения – эндогенного или экзогенного? В связи с этим нами поставлены два параллельно проводившихся эксперимента по выяснению суточной изменчивости характеристик биолюминесценции черноморских гребневи́ков-вселенцев. Для выявления экзогенной ритмики свечения в течение суток одну группу гребневи́ков содержали в условиях постоянного освещения. Эндогенную природу ритма свечения исследовали путём экспозиции ктенофор в лаборатории 24 ч при полной темноте, т.е. при изоляции организмов от внешних побудителей.

Результаты исследований показали наличие у *M. leidyi* циркадной ритмики биолюминесценции вне зависимости от типа её стимуляции (рис. 42). Так, у гребневи́ков, содержащихся на свету, выявлены 2 пика интенсивности светоизлучения: первый в 13 ч с амплитудой высвечивания до $300,17 \pm 15,01 \cdot 10^8$ квант \cdot с $^{-1}$ ·см $^{-2}$ при химической стимуляции и $250,29 \pm 12,51 \cdot 10^8$ квант \cdot с $^{-1}$ ·см $^{-2}$ – при механической. Второй максимум светоизлучения, при

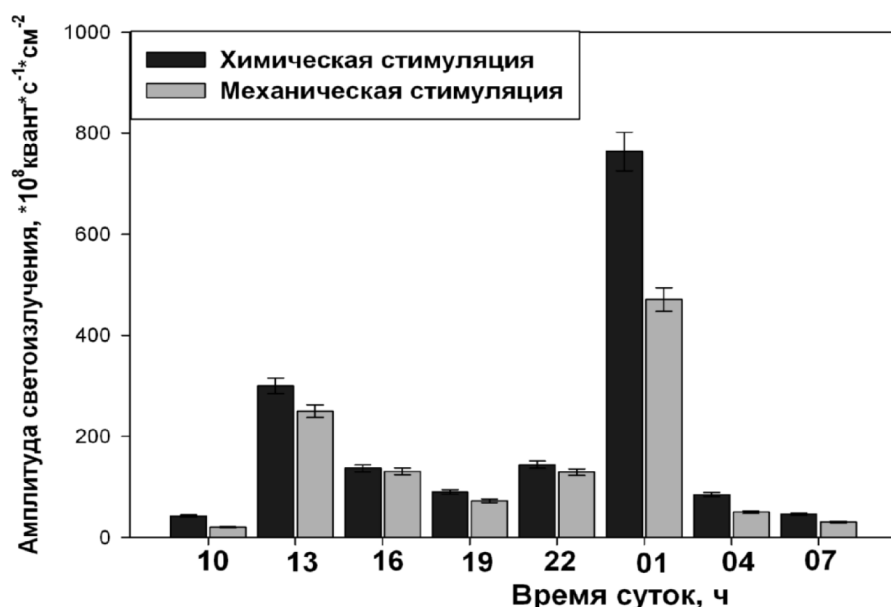


Рис. 42. Суточная ритмика амплитуды светоизлучения *M. leidyi* при содержании на свету при разных типах стимуляции.

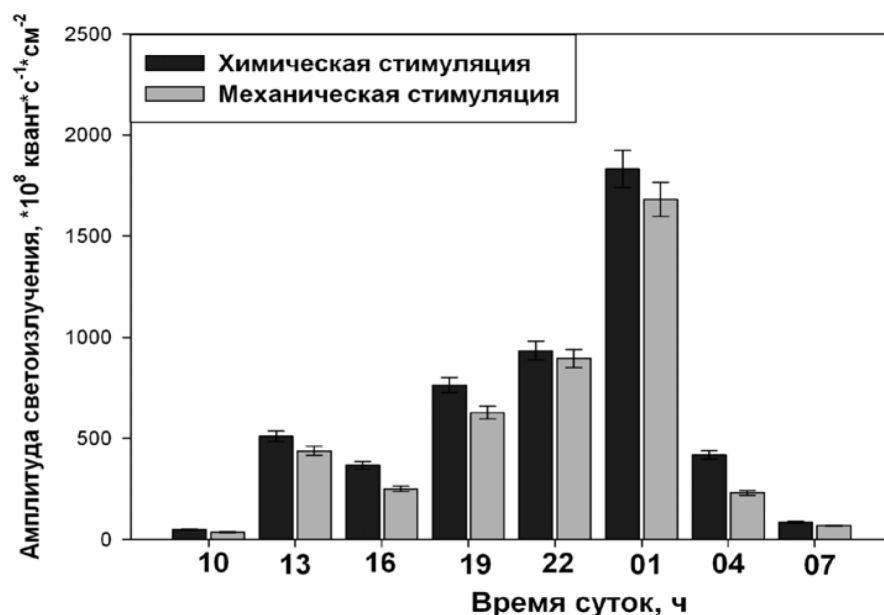


Рис. 43. Суточная ритмика амплитуды светозлучения *M. leidy* при содержании в темноте при разных типах стимуляции.

котором амплитуда достигает максимальных значений, наблюдается в 01 ч местного времени и достигает $763,86 \pm 38,19 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при химической стимуляции и $470,98 \pm 23,54 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² – при механической. При этом в ночное время регистрируется значительное усиление свечения по амплитуде и энергии при применении химического стимула в отличие от такового при механической стимуляции. При механической стимуляции у *M. leidy* чувствительность организмов к данному стимулу снижена, но при химической, сопровождающейся гибелью организма, выявляется, как было показано нами, весь биолюминесцентный потенциал гребневиков [Токарев и др., 2008]. При выдерживании *M. leidy* в темноте (рис. 43) ритмика сохраняется и при обоих типах стимуляции амплитуда свечения практически одинакова.

Минимальные значения интенсивности светозлучения, как на свету, так и в темноте, регистрируются у особей между 07 и 10 ч, значения амплитуды при химической стимуляции гребневиков при этом составляют около $42,59 \pm 2,12 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при содержании на свету и $35,06 \pm 1,72 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² – в темноте. С течением времени при содержании особей в темноте амплитуда их светозлучения постепенно нарастает, достигая максимума в 01 ч – до $1831,50 \pm 86,57 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² – при химической и $1682,10 \pm 81,12 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при механической стимуляции. Максимальный уровень интенсивности светозлучения в ночные часы при содержании гребневиков в темноте отличается от дневного в 3,5 раза ($p < 0,05$). Аналогичные результаты получены для *N. scintillans* [Евстигнеев, Битюков, 1986; Токарев, 2006].

Содержание гребневиков при разных условиях освещённости существенно влияет и на изменение длительности их сигналов (рис. 44 и 45). Так,

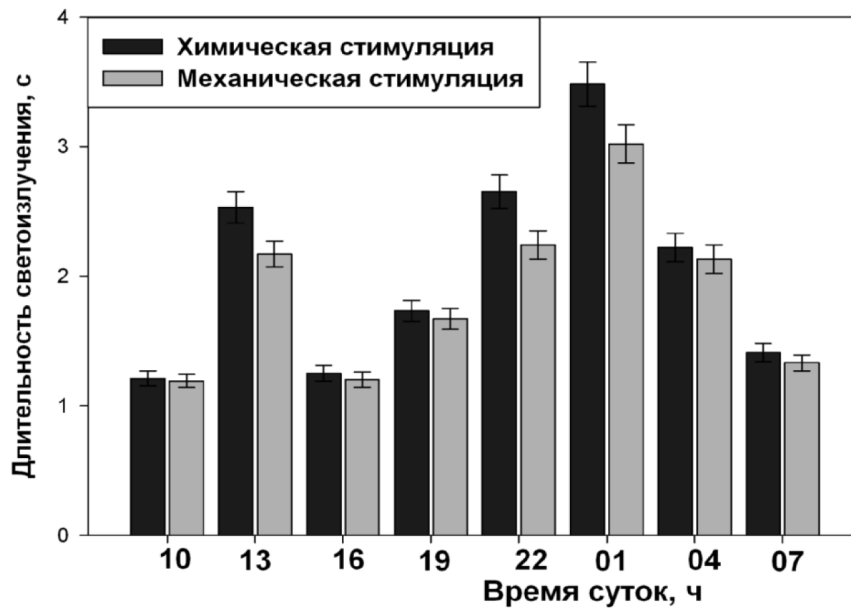


Рис. 44. Суточная ритмика длительности светоизлучения *M. leidyi* при содержании на свету при разных типах стимуляции.

наиболее продолжительные сигналы *M. leidyi* зарегистрированы в обоих экспериментах в ночное время (в 01 ч): длительность свечения при содержании на свету достигала $3,02 \pm 0,15$ с при механической и $3,48 \pm 0,17$ с при химической стимуляции, а при содержании животных в темноте – $3,50 \pm 0,17$ с (механическая стимуляция) и $3,63 \pm 0,18$ с (химическая стимуляция). Минимальную длительность светоизлучения наблюдали в 10 ч. В условиях постоянного освещения она составляла $1,19 \pm 0,05$ с при механической и $1,21 \pm 0,06$ с

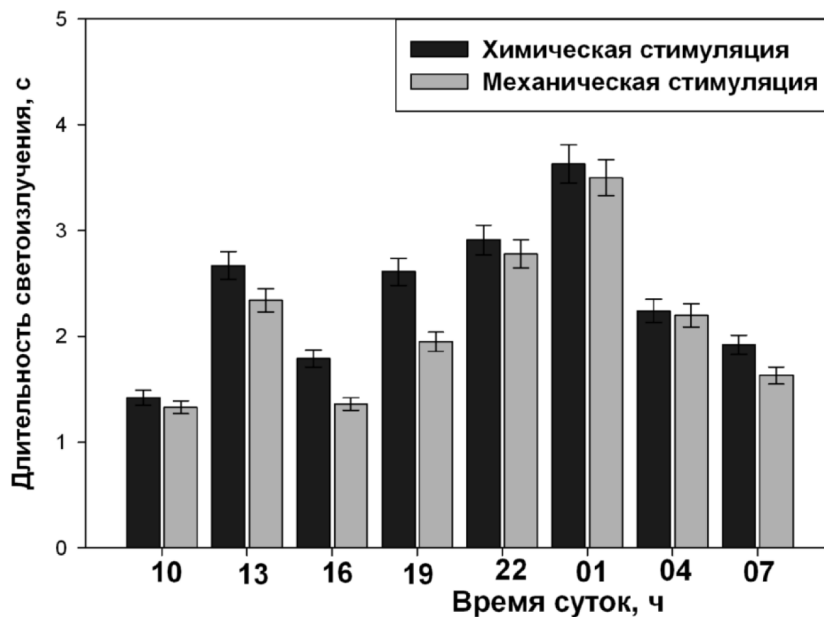


Рис. 45. Суточная ритмика длительности светоизлучения *M. leidyi* при содержании в темноте при разных типах стимуляции.

при химической стимуляции, а при экспозиции гребневиков в темноте – $1,33 \pm 0,06$ с при механической и $1,42 \pm 0,07$ с при химической стимуляции.

Таким образом, нами установлено, что циркадная ритмика биолюминесценции гребневиков *M. leidy* имеет эндогенный характер. Это, очевидно, связано с суточным колебанием общего количества ферментов биолюминесцентной реакции и их активности. Подобное явление характерно и для некоторых светящихся динофлагеллят [Tokarev et al., 2002]. Вместе с тем, суточная ритмика биолюминесценции *M. leidy* обусловлена суточным ритмом его питания и дыхания, первый максимум которого приходится на 01 ч, второй – в 13-14 ч, при минимуме в 10 ч [Минкина, Павлова, 1995].

Результаты исследований показали влияние света на биолюминесценцию этого гребневика. Фотоингибция вызывает, прежде всего, снижение ночного пика амплитуды светоизлучения у особей, содержащихся на свету, по сравнению с таковыми в темноте, в 2 раза при химической и в 3 раза при механической стимуляции ($p < 0,05$).

Что касается суточной ритмики биолюминесценции *B. ovata*, то у этого гребневика также выявлены существенные различия в уровнях свечения в разное время суток [Машукова, 2009]. При выдерживании берое на свету и в темноте характеристики их светоизлучения значительно варьировали на протяжении суток (рис. 46 и 47). У *B. ovata* также зарегистрированы 2 пика интенсивности светоизлучения: в 01 и в 13 ч. Максимальных значений амплитуда биолюминесценции гребневиков достигает в 01 ч. При содержании гребневиков на свету (рис. 47) в 01 ч амплитуда их светоизлучения составляет $1303,92 \pm 64,18 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² – при механической и $925,74 \pm 45,27 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² – при химической стимуляции, что в 1,5 раза выше аналогичных значений в дневное время.

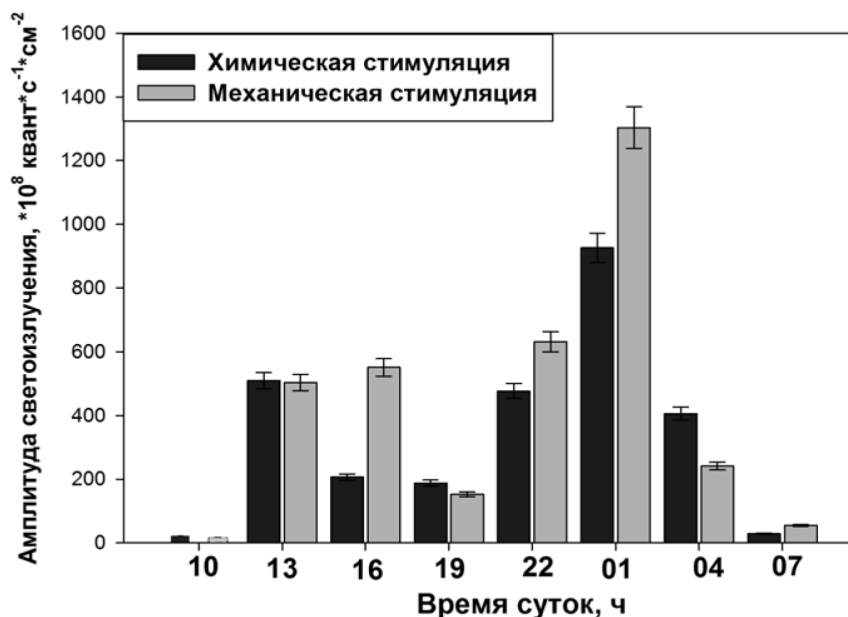


Рис. 46. Суточная ритмика амплитуды светоизлучения *B. ovata* при содержании на свету при разных типах стимуляции.

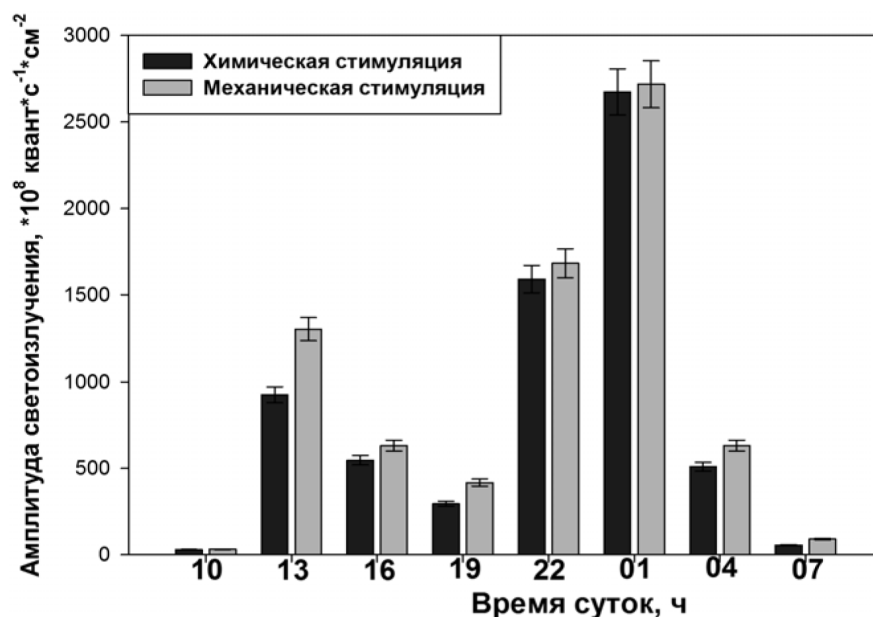


Рис. 47. Суточная ритмика амплитуды светоизлучения *B. ovata* при содержании в темноте при разных типах стимуляции.

При содержании берое в темноте (рис. 47) ночной пик (в 01 ч) интенсивности свечения составляет $2717,28 \pm 135,86 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² – при механической и $2672,88 \pm 133,64 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² – при химической стимуляции, что в 2,5 раза превышает дневной пик ($p < 0,05$). Различия в характеристиках светоизлучения проявились также в числе ответов организмов на раздражение. Максимальное количество биоломинесцентных ответов *B. ovata* зарегистрировано между 24 и 01 ч. Затем с течением времени интенсивность светоизлучения и число вспышек на раздражения снижается, достигая минимальных значений между 07 и 10 ч и практически не отличаясь при обоих методах стимуляции. В 10 ч амплитуда светоизлучения при механической стимуляции у особей, содержащихся в темноте, составляла $55,08 \pm 2,71 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻², при экспозиции на свету – $29,23 \pm 1,43 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻².

Длительность свечения берое также значительно варьирует при разных условиях освещённости (рис. 48 и 49). Так, наиболее продолжительные сигналы регистрируются у гребневики в ночное время, особенно при механической стимуляции, достигая $3,46 \pm 0,16$ с при содержании особей на свету (рис. 49) и до $3,89 \pm 0,19$ с при их экспозиции в темноте (рис. 49). Второй пик по продолжительности свечения зарегистрирован в 13 ч, но значения длительности светоизлучения в данное время в 1,5 – 2 раза ниже, чем в ночной пик, составляя $1,66 \pm 0,08$ с особей в условиях постоянного освещения и $2,59 \pm 0,12$ с – при содержании в темноте.

Существенно быстрее высвечиваются гребневики в 10 ч. Длительность их сигналов при этом достигает минимальных значений: $0,19 \pm 0,009$ и $0,97 \pm 0,04$ с на свету и в темноте, соответственно. А. Л. Верещака [2002] выявил, что у *B. ovata*, также как и у *M. leidy*, существуют небольшие, но чётко выраженные суточные вертикальные миграции. Так, в светлое время суток

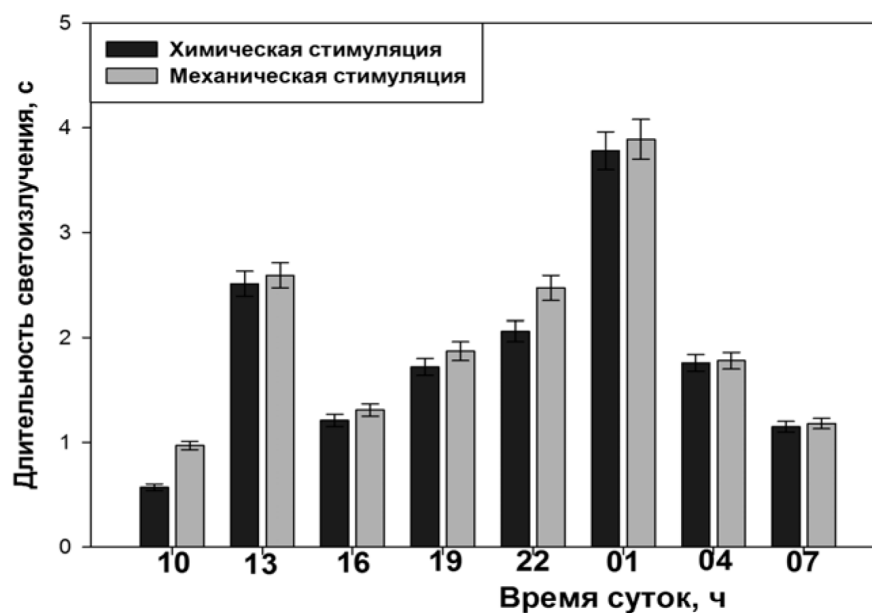


Рис. 48. Суточная ритмика длительности свечения *B. ovata* при содержании на свету при разных типах стимуляции.

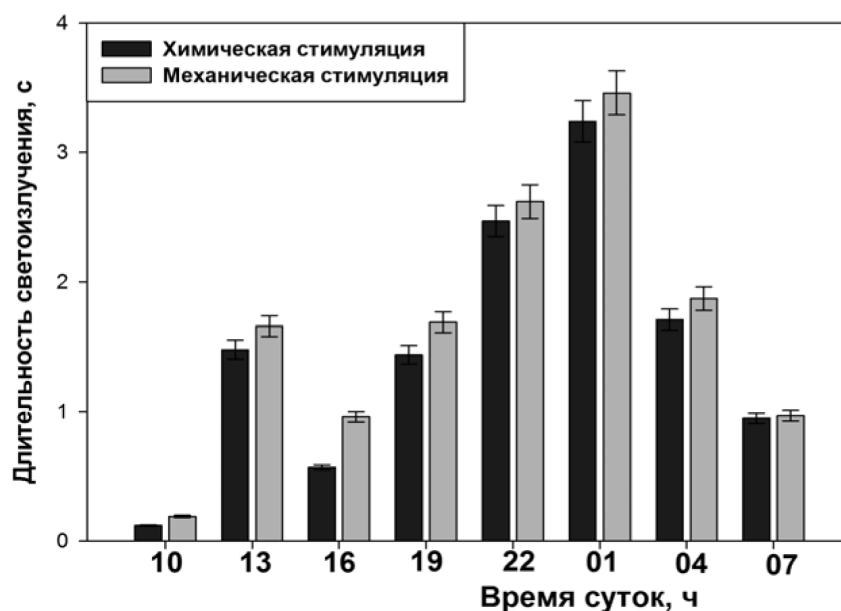


Рис. 49. Суточная ритмика длительности свечения *B. ovata* при содержании в темноте при разных типах стимуляции.

близ полудня *B. ovata* избегает верхнего 4-6-метрового слоя. В ночные часы (21–05 ч) основная часть популяции остаётся у поверхности, но рассредоточивается на глубинах от 0 до 10 м [Верещака, 2002]. Таким образом, дневное погружение животных связано с избеганием слишком высокого уровня радиации в поверхностном слое. По данным наших наблюдений, у гребневикулов, содержащихся в 13 ч при освещённости до 1,5 тыс. лк, отмечается активное движение с избеганием поверхностного слоя аквариума с частым

погружением на дно, а ночью в 24–01 ч, напротив, перемещение особей наблюдалось в основном в поверхностном слое аквариума.

Наряду с этим, у *B. ovata* выражен эндогенный ритм биолюминесценции, связанный с суточными изменениями в функциональном состоянии гребневигов [Востоков и др., 2001], репродуктивным циклом [Арашкевич и др., 2001] и суточным колебанием субстрата биолюминесцентной реакции [Lapointe, Morse, 2008; Shimomura, 2006]. Подобные циркадные ритмы отмечаются у *N. scintillans*: уровень её светоизлучения в ночные часы отличается от дневного не более чем в два раза [Битюков, 1968].

Таким образом, эндогенный элемент биолюминесцентной активности исследованных видов гребневигов является определяющим и обусловлен суточной биоритмикой процессов их жизнедеятельности.

4.2. Воздействие температуры на вариабельность характеристик светоизлучения планктонных организмов

Параметры температурного поля пелагиали являются основным показателем гидрофизических характеристик водных масс [Шулейкин, 1969]. Именно потому градиенты температуры входят в основные уравнения гидротермодинамики и различные балансовые модели, а параметры поля температуры измеряются большинством комплексов океанографической аппаратуры общего назначения [Бабий и др., 2004].

Помимо этого температурный стрессор – один из наиболее эффективных факторов воздействия на функциональное состояние клетки, а температура – важнейший фактор формирования пространственной структуры планктонного биотопа и продуктивности пелагиали [Гептнер, 1996; Кляшторин, Любушин, 2005; Рудяков, Цейтлин, 1982].

Известно, в частности, что наблюдается зависимость характеристик светоизлучения *Noctiluca scintillans* Мас. от её физиологического состояния, которое определяется температурой среды обитания [Битюков, 1971 б; Токарев, Битюков, 1975]. При этом температура 12–17° С, которая характерна для пелагиали, когда численность этого планктона в море максимальна, наиболее оптимальна и для биолюминесценции ночесветки [Битюков, 1969; Павлова, 1970; Битюков, 1971]. Так, средняя интенсивность биолюминесцентного ответа при температуре 12,7° С соответствовала $1,1 \pm 0,05 \cdot 10^{-4}$ мквт/см² при коэффициенте вариации около 13%, а при температуре 26,1°С свечение становилось исчезающе слабым [Битюков, 1971; Токарев, Битюков, 1975]. Крутизна фронта нарастания вспышек (отношение амплитуды импульса светоизлучения к длительности фронта нарастания), по которой можно судить о реактивности биолюминесцентной системы ночесветки и информационных возможностях ее биолюминесценции [Казначеев, 1968], также оказалась наибольшей в указанном диапазоне температур [Битюков, 1971 б; Токарев, Битюков, 1975].

Отмеченные выше изменения характеристик биолюминесценции ночесветки в разные сезоны свидетельствует, вероятно, об отмеченном ранее

влиянии температурного стрессора на физиологическое состояние этого организма [Битюков, 1971 б]. Определенным подтверждением этого служат приведенные в таблице 28 результаты сравнения числа высветившихся организмов, содержащихся в различных температурных условиях. Оказалось, что выдерживаемая при высокой температуре (К – угнетенное физиологическое состояние) ночесветка высвечивалась в 1,5–2 раза слабее, чем организмы тех же размерных групп, содержащиеся при оптимальной температуре (П).

Выдерживание ночесветки при низкой температуре также приводило к уменьшению числа высветившихся организмов в сравнении с содержащимися при оптимальной температуре (табл. 28). Вместе с тем, поскольку используемая в опыте температура 7°C была существенно ближе к области оптимальных температурных условий для жизнедеятельности ночесветки [Павлова, 1970], процент высвечивания организмов при этой температуре выше, чем при максимальной использованной в эксперименте.

Полученные материалы о важности температурного режима для физиологического состояния ночесветки и параметров ее биолюминесценции согласуются с данными других авторов. Так, Э.П. Битюков (1966), подробно изучивший характеристики раздражимости ночесветки, отметил существенные вариации реобазы и хронаксии у этого организма, связанные с его физиологическим состоянием. Это позволило ему предложить методику использования данных параметров для отбора физиологически однородного экспериментального материала. Р. Эккерт и Г. Рейнольдс [Eckert, Reynolds, 1967] отмечали колебание числа способных к светоизлучению микроисточников в клетке ночесветки размером около 0.5 мм от $1,9 \times 10^4$ до $5,3 \times 10^4$ в зависимости от физиологического состояния организма. На примере *Gonyaulax polyedra* показано, что циркадный ритм физиологической активности этого биолюминесцента вызывал не только суточные колебания числа внутриклеточных микроисточников его светоизлучения, но и значительное (до 20 раз) изменение количества биохимических компонентов светопродуцирующей реакции [Fritz et al., 1989; Morse et al., 1989]. Наконец, при изучении биолюминесценции фотического слоя Средиземного моря, выяснилось, что физиологическое состояние динофитовых водорослей и связанный с ним тип питания обуславливали уровень биолюминесцентного потенциала в районах исследования [Нарусевич и др., 1984; Нарусевич, Токарев, 1989].

Таблица 28. Влияние температурных условий на способность *Noctiluca scintillans* к высвечиванию.

Размер (мм)	Материал	25°C			17°C			7°C		
		Всего	Высвечивалось	%	Всего	Высвечивалось	%	Всего	Высвечивалось	%
0,3±0,1	К	80	36	45,4	80	58	72,5	80	42	52,5
	П	110	75	68,2	110	91	82,7	110	83	75,5
0,5±0,2	К	160	88	55,0	160	122	76,3	160	114	71,3
	П	120	94	78,3	120	115	95,8	120	107	89,2
0,7±0,2	К	160	77	48,1	160	120	75,0	100	71	71,0
	П	120	82	74,5	120	101	91,8	100	86	86,0

Для планктонных биолуминесцентных организмов, которые в процессе суточных вертикальных миграций испытывают циклические изменения температуры воды, видимо, существуют определенные приспособления либо характерные реакции на подобные сдвиги в параметрах среды. Зависимость биолуминесцентной реакции от температурных условий показана, в частности, на экстрактах [Гительзон и др., 1969; Bioluminescence in action, 1976]. Свечение перидиной в интактной форме также зависит от температуры эксперимента [Гительзон и др., 1969, Тюлькова, Филимонов 1982], равно как и их способность к высвечиванию, что приведено нами в табл. 28. С другой стороны, имеются данные, свидетельствующие о независимости эндогенных ритмов биолуминесценции интактных организмов от температуры среды [Hastings, Sweeney 1957 a].

Поэтому для совместной оценки роли света и температуры, которую они могут оказывать на уровень биолуминесцентного потенциала копепод, поставлен эксперимент по двухуровневому ортогональному плану [Лисенков, 1979]. Дисперсионный анализ результатов показал, что на длительность биолуминесцентных ответов статистически достоверное влияние оказывает температура среды (фактор «С»). На энергию всплеска значительно влияет совместное воздействие температуры и освещенности, наконец, на амплитуду светоизлучения – освещенность (фактор «D»). Сводные результаты дисперсионного анализа приведены в табл. 29. Однако этот анализ не позволяет количественно оценить выявленные закономерности. С помощью методов множественной регрессии полученные зависимости можно представить в виде линейной модели следующего вида:

$$y = B_0 + B_x x_x + B_2 x_2 + B_{12} x_x x_2 \quad (4.1),$$

где: y – исследуемый отклик системы;
 B_0 – свободный член;
 B_x – коэффициент при кодированном значении фактора X_x (температуры);
 B_2 – коэффициент при кодированном значении фактора X_2 (освещенность);
 B_{12} – коэффициент при кодированном значении произведения факторов – $X_1 X_2$. Данные коэффициенты показывают направление и силу влияния соответствующих факторов.

Зависимость длительности всплесков *P.gracilis* от действия разных уровней освещенности и температуры можно выразить уравнением вида:

$$Y = 0,52 - 0,12X_1 \quad (4.2),$$

поскольку коэффициенты при X_2 и $X_1 X_2$ в данном случае незначимы (критерий Стьюдента). Отсюда можно заключить, что изменение температуры от 12 до 26 °C в целом укорачивает время светоизлучения данных копепод в 1,5 раза.

Таблица 29. Сводные результаты дисперсионного анализа по исследованиям действия температуры (фактор «С») и света (фактор «D») на параметры биолюминесценции *P. gracilis*.

Исследуемый параметр	Источник вариации	Критерий Фишера	
		Fэксп	Fст
Длительность вспышек	По фактору «С»	6,2	4,1
	По фактору «D»	1,3	4,1
	Совместное «CD»	2,0	4,1
Энергия вспышек	По фактору «С»	1,1	4,1
	По фактору «D»	1,8	4,1
	Совместное «CD»	4,3	4,1
Амплитуда вспышек	По фактору «С»	3,4	4,1
	По фактору «D»	7,7	4,1
	Совместное «CD»	2,5	4,1

Уравнение зависимости амплитуды вспышек от исследуемых абиотических факторов имеет вид:

$$Y = 3,58 + 0,87 X_1 - 1,29 X_2 \quad (4.3)$$

Отсюда следует, что основное влияние на величину амплитуды вспышек имеет освещенность, причем при изменении ее от 0 до 400 лк амплитуда биолюминесцентных сигналов снижается более чем в 2 раза. Изменение температуры в указанных выше пределах увеличивает амплитуду в 1,5 раза. Воспроизводимость проведенных экспериментов и соответствие полученных уравнений опытным данным подтверждается статистически (критерии Кохрена и Фишера).

Таким образом, температура среды оказывает существенное влияние на время светоизлучения исследованных организмов и энергетические характеристики вспышек. Это соответствует сведениям, касающимся влияния температурных условий на биолюминесценцию некоторых планктонных организмов. Например, по данным свечение гребневи́ков в высоких широтах происходит длительно, но с меньшей интенсивностью выделения энергии [Gruner, 1954]. Экспериментально указаны температурный оптимум биолюминесценции черноморской ночесветки [Битюков, 1971]. По нашим данным, амплитуда свечения *P. gracilis* из приэкваториального района была в 2, а средняя интенсивность свечения в 3 раза выше таковой вида из субантарктических вод [Битюков, Евстигнеев, 1982].

Накопленный к настоящему времени материал по изучению биолюминесценции в разных температурных условиях позволил построить температурную кривую для *P. gracilis* из экваториальной и нотальной Атлантики. Из рис. 50 видно, что максимальная интенсивность биолюминесценции наблюдается в пределах 18–26 °С. Виды рода *Pleuromamma* – один из основных мигрантов, вертикальный диапазон перемещений которых составляет до 500 м [Виноградов, 1968; Vinogradov, 1997]. Сопоставление поверхностных температур и их значений на глубинах 200-300 м в тропической зоне океана

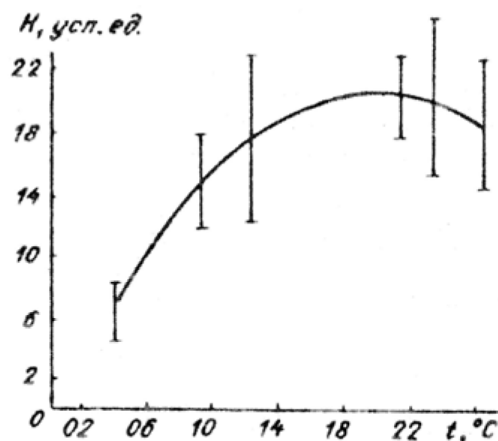


Рис. 50. Интенсивность светозлучения *Pleuromamma gracilis* в разных температурных условиях [Битюков, Евстигнеев, 1982].

показывает, что именно данный диапазон температур оптимален; для эффективной реакции биолюминесценции.

На примере очищенных и неочищенных компонентов биолюминесцентной реакции *Gonyaulax polyedra* было показано, что ее оптимум, т.е. максимальная интенсивность выхода света, наблюдается при 24-25 °C [Hastings, Sweeney, 1957 a]. Температурная кривая, по данным этих авторов, совпадает с приводимой нами и полученной эмпирическим путем (см. рис. 50). Ранее аналогичные данные получены А. Чезом и П. Лоренцом (цит. по Гительзон и др., 1969) для оптимума активности люциферазы остракоды *Cypridina hilgendorffii*.

Общий тип реакции и сходство фермент-субстратных комплексов биолюминесценции перидиней, остракод и копепод позволяет считать, что временные и энергетические сдвиги характеристик биолюминесцентных сигналов копепод, регистрируемые в более теплых водах, объясняются не только их физиологическими особенностями, обусловленными адаптивной структурой организма, но и зависимостью скорости реакции люциферин-люцифераза от температуры среды. Отмеченная зависимость отражает известный закон Вант-Гоффа об ускорении химических процессов с повышением температуры.

Температура влияет также на латентный период световых вспышек. Наиболее короткий интервал между началом электрического возбуждения и возникновением светового ответа характерен для температур 16-24 °C и в среднем составляет 12 мс. С увеличением и уменьшением температуры латентный период растет, составляя, например, при 9 °C 20 мс.

Таким образом, наблюдаются соответствие хода суточной кинетики биолюминесцентных сигналов, характеризующегося некоторым увеличением потенциальной светимости планктонных ракообразных в ночное время, и изменения температурных условий обитания при их суточной миграции. Это дает основание рассматривать светозлучение данных гетеротрофов, максимальный уровень которого совпадает с повышенной поведенческой и

пищевой активностью в более теплой поверхностной водной массе, в качестве этологической нагрузки.

Температура среды оказывает важнейшую роль и в регуляции жизнедеятельности черноморских гребневиков. Показано, что эвритермность гидробионтов определяется не только диапазоном переносимых температур, но и степенью подавления их жизнедеятельности с отклонением условий от оптимальных. Широкий набор биохимических средств для поддержания гомеостаза в условиях колеблющихся температур в сочетании с различными поведенческими и анатомическими адаптациями позволяет гидробионтам в значительной мере осуществлять уровень присущего им обмена независимо от того, в тёплых или холодных водах они обитают.

Высокая интенсивность обмена *M. leidyi* при максимальной температуре, свойственной поверхностным горизонтам Чёрного моря в летнее время, несомненно, способствовала массовому развитию этого вида [Аннинский, Аболмасова, 2000]. Последовавшее за ним проникновение и распространение *B. ovata* в Чёрном море также обусловлено благоприятными температурными условиями среды [Финенко и др., 2000] для этого вида. Так, 93% биомассы *M. leidyi* по сравнению с другими желетелыми сосредоточено выше термоклина [Аннинский и Аболмасова, 2000]. Выявлено статистически значимое превышение численности и биомассы *M. leidyi* в прибрежной более прогретой части Чёрного моря по сравнению с глубоководной [Ковальчук и др., 1996]. Наконец, популяция *B. ovata* так же, как и *M. leidyi*, сохраняется в прибрежных прогретых водах – в том биотопе, где обитают их жертвы [Верещака и др., 2002]. Более 80% биомассы *B. ovata* (200–250 г·м⁻²) сосредоточено выше 4–5 м слоя [Востоков и др., 2001].

Учитывая важность влияния температуры на процессы жизнедеятельности ктенофор, одной из задач, поставленных перед нами, было исследование воздействия различных температурных условий на вариабельность параметров светового излучения черноморских гребневиков-вселенцев и определение температурного оптимума биолюминесценции как одного из наиболее значимых элементов их экологии.

Результаты исследований показали значительное влияние температуры на интенсивность биолюминесценции *M. leidyi* (табл. 31). Так, максимальные показатели амплитуды сигналов гребневиков, как при химической, так и при механической стимуляции наблюдались при температуре $26 \pm 1^\circ\text{C}$. При химической стимуляции, однако, амплитуда свечения гребневиков была в 1,5 раза выше, чем при механической (табл. 31). При понижении температуры до 22°C амплитуда биолюминесценции гребневиков снижается в 2 раза ($p < 0,05$) по сравнению с оптимумом. Дальнейшее снижение температуры до $10 \pm 1^\circ\text{C}$ приводит к ещё более существенному изменению интенсивности биолюминесценции, вплоть до её минимальных значений. Энергия биолюминесценции также существенно варьирует при изменении температуры и достигает максимальных показателей при 26°C (табл. 31).

Таблица 31. Основные характеристики светоизлучения *M. leidy* при различных температурах.

Характеристики светоизлучения	Амплитуда светоизлучения, квант·с ⁻¹ ·см ⁻²		Энергия светоизлучения, квант·см ⁻²		Общая длительность светоизлучения, с	
	1	2	1	2	1	2
Типы стимуляции						
10 ± 1°C	29,52± 1,47·10 ⁸	33,52± 1,67·10 ⁸	12,47± 0,62·10 ⁸	15,51± 0,77·10 ⁸	1,82± 0,09	1,94± 0,097
16 ± 1°C	219,45± 10,97·10 ⁸	332,33± 16,61·10 ⁸	197,43± 9,87·10 ⁸	283,97± 14,19·10 ⁸	2,51± 0,12	2,70± 0,13
22 ± 1 °C	545,75± 27,28·10 ⁸	632,95± 31,64·10 ⁸	407,19± 20,35·10 ⁸	417,65± 20,388·10 ⁸	2,89± 0,14	3,48± 0,17
26 ± 1°C	910,81± 45,54·10 ⁸	1432,94± 71,64·10 ⁸	725,33± 36,26·10 ⁸	894,64± 44,73·10 ⁸	3,14± 0,16	3,53± 0,17
30 ± 1°C	322,34± 16,12·10 ⁸	488,43± 24,42·10 ⁸	294,89± 14,74·10 ⁸	265,15± 13,25·10 ⁸	2,54± 0,12	2,67± 0,17

Примечание: 1 – механическая стимуляция; 2 – химическая стимуляция

Повышение температуры до 30°C приводит к резкому снижению энергии светоизлучения – до $265,15 \pm 13,25 \cdot 10^8$ квант·см⁻². При температуре 22°C энергия светоизлучения уменьшается в 2 раза ($p < 0,05$). Данная тенденция сохраняется при последующем снижении температур до 16°C. Минимальные значения энергии сигнала гребневиков зарегистрированы при содержании ктенофор при 10°C. Колебания температуры существенно влияли также на изменение длительности светоизлучения гребневиков, минимальные значения которых регистрировались как при понижении температуры до 10°C, так и при повышении её до 30°C, составляя соответственно 1,94 и 2,67 с (табл. 31). Наиболее продолжительные сигналы, особенно при химической стимуляции, зарегистрированы при температуре 26 °C – $3,54 \pm 0,15$ с. Не менее значительные изменения амплитуды и энергии светоизлучения, связанные с изменением температуры среды обитания, выявлены нами также у гребневиков *B. ovata* : вне зависимости от вида стимуляции амплитуда всплеск *B. ovata* имела максимальные показатели при температуре $22 \pm 1^\circ\text{C}$ (табл. 32). На повышение температуры до 26°C гребневики отвечают более низкими показателями амплитуды светоизлучения, однако минимальные значения интенсивности светоизлучения наблюдаются при температуре 30 °C (табл. 32). Понижение температуры до $10 \pm 1^\circ\text{C}$ также негативно сказывается на функциональном состоянии ктенофор.

Это выражается в ослаблении их двигательной активности, а также в снижении амплитудных показателей их свечения. Аналогичная ситуация наблюдается в изменениях энергии светоизлучения *B. ovata*, максимальные показатели которой наблюдаются при температуре 22°C ($530,19 \pm 26,5 \cdot 10^8$ квант·см⁻²), а минимальные – при температуре 10°C ($2,95 \pm 0,12 \cdot 10^8$ квант·см⁻²). Повышение температуры до 30°C также негативно сказывается

на длительности сигналов гребневиков, их амплитуде и энергетических показателях свечения (табл. 32). Наиболее короткие биолюминесцентные сигналы регистрировались при химической стимуляции при 10°C – $1,02 \pm 0,05$ с, а наиболее продолжительные – во время механической стимуляции при 22°C ($3,03 \pm 0,15$ с). Однако необходимо отметить существенные отличия в амплитуде и длительности биолюминесцентных сигналов в зависимости от температурных условий (рис. 51, 52, 53, 54).

Таблица 32. Основные характеристики светоизлучения *B. ovata* при различных температурах.

Характеристики светоизлучения	Амплитуда светоизлучения, квант·с ⁻¹ ·см ⁻²		Энергия светоизлучения, квант·см ⁻²		Общая длительность светоизлучения, с	
Типы стимуляции	1	2	1	2	1	2
10 ± 1°C	4,92± 0,24·10 ⁸	3,42± 0,16·10 ⁸	2,95± 0,12·10 ⁸	1,67± 0,08·10 ⁸	1,03± 0,05	1,02± 0,05
16 ± 1°C	551,14± 27,55·10 ⁸	482,89± 24,14·10 ⁸	262,22± 13,11·10 ⁸	156,12± 7,8·10 ⁸	1,91± 0,09	1,76± 0,08
22 ± 1 °C	1150,36± 57,51·10 ⁸	822,03± 41,10·10 ⁸	530,19± 26,51·10 ⁸	482,65± 24,13·10 ⁸	3,03± 0,15	2,47± 0,12
26 ± 1°C	577,06± 28,85·10 ⁸	268,81± 13,44·10 ⁸	166,97± 8,34·10 ⁸	148,63± 7,43·10 ⁸	2,12± 0,10	2,08± 0,10
30 ± 1°C	49,01± 2,45·10 ⁸	29,23± 1,46·10 ⁸	14,73± 0,73·10 ⁸	13,84± 0,69·10 ⁸	1,53± 0,07	1,49± 0,07

Примечание: 1 – механическая стимуляция; 2 – химическая стимуляция

Так, у *M. leidy*, содержащегося при температуре 10°C (рис. 52 и 53), регистрируется первая не очень яркая вспышка, за которой следует вторая, более интенсивная ($17,32 \pm 0,83 \cdot 10^8$ при механической и $17,93 \pm 0,89 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при химической стимуляции) с небольшой длительностью светоизлучения. Биолюминесценция *B. ovata* при минимальной температуре, так же как и *M. leidy*, явно угнетена: наблюдаются 1-2 слабых ($4,92 \pm 0,22 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻²) сигнала с небольшой (около 1,02 с) длительностью светоизлучения.

При температурном оптимуме (рис. 54 и 55) мы наблюдаем значительное усиление биолюминесцентной активности ктенофор, которое выражается в характере биолюминесцентных сигналов. Так, при температуре 26 °C интенсивность светоизлучения *M. leidy* достигает $1432,94 \pm 71,64 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻². Следующие одна за другой вспышки одной интенсивности формируют плато на уровне 2/3 интенсивности с максимальной длительностью светоизлучения, достигающей 3,54 с. При температурном оптимуме у *B. ovata* наблюдаются одна-две более продолжительные (до 3 с) вспышки высокой интенсивности свечения (до $1150 \pm 57,51 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻²). Необходимо отметить, что интенсивность светоизлучения ктенофор в температурном оптимуме при механической стимуляции в 1,5 раза выше ($p < 0,05$), чем при химической.

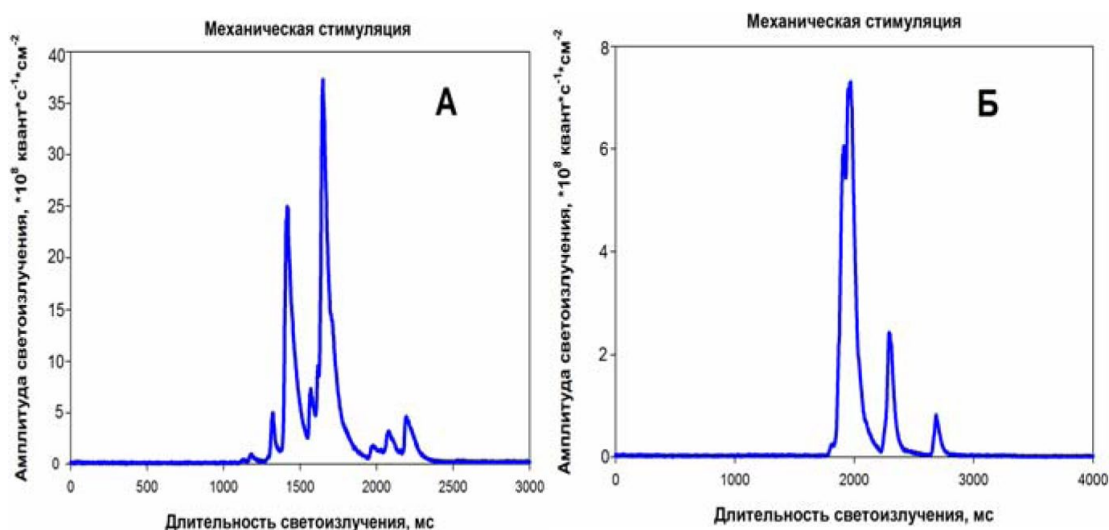


Рис. 52. Типичные биолуминесцентные сигналы гребневиков-вселенцев (А – *M. leidy* и Б – *B. ovata*) при минимальных значениях температуры (механическая стимуляция).

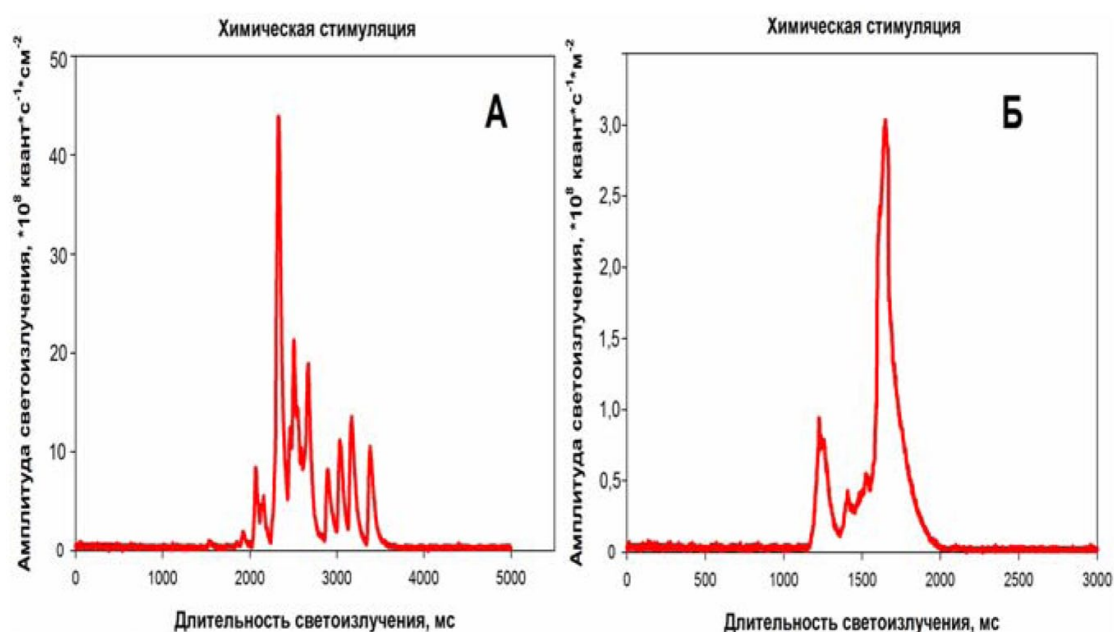


Рис. 53. Типичные биолуминесцентные сигналы *M. leidy* (А) и *B. ovata* (Б) при минимальных значениях температуры (химическая стимуляция).

Изменения характеристик биолуминесценции гребневиков при различных температурных условиях можно, на наш взгляд, объяснить с позиции теории физиологических адаптаций этих организмов к сезонным колебаниям температуры среды. Действительно, наиболее интенсивное свечение *M. leidy* наблюдается при температуре $26 \pm 1^\circ\text{C}$, а *B. ovata* – при $22 \pm 1^\circ\text{C}$, которые являются наиболее благоприятными для их функционального состояния. Известно, что в августе при температуре $24-26^\circ\text{C}$ наблюдается пик размножения *M. leidy* [Аннинский, Аболмасова, 2000], а при $20-22^\circ\text{C}$ – осенняя

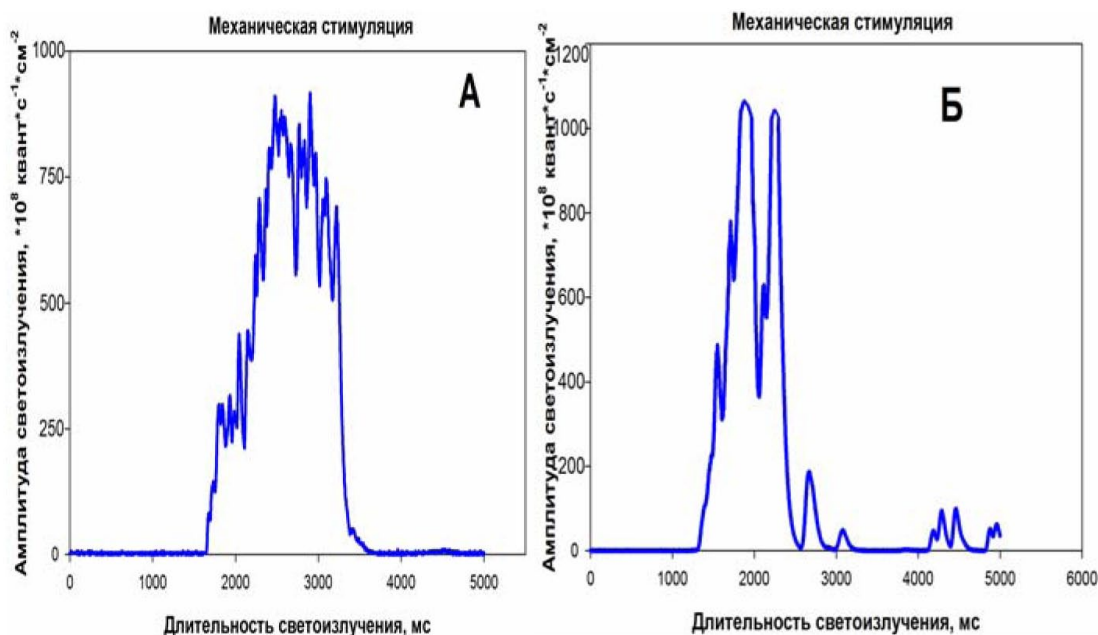


Рис. 54. Типичные биолуминесцентные сигналы гребневи́ков-вселенцев при температурном оптимуме (А – 26° С для *M. leidyi* и Б – 22° С для *B. ovata*) при механической стимуляции.

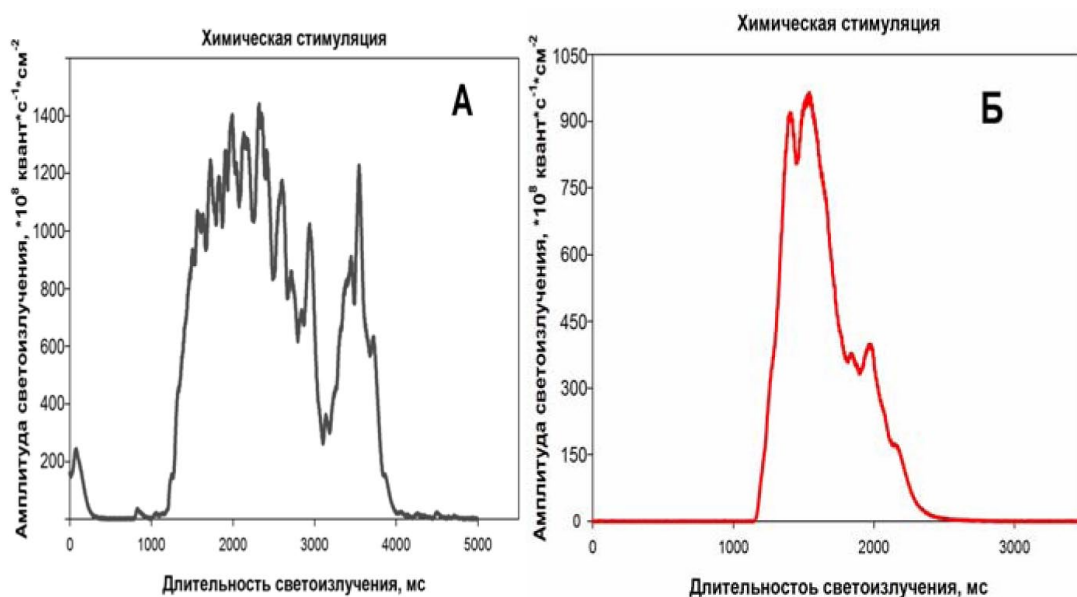


Рис. 55. Типичные биолуминесцентные сигналы гребневи́ков-вселенцев при температурном оптимуме (А – 26° С для *M. leidyi* и Б – 22° С для *B. ovata*) при химической стимуляции.

вспышка численности гребневи́ков *B. ovata* [Востоков и др., 2001, Финенко и др., 2000]. При этом, у активно размножающихся организмов уровень их метаболизма существенно выше, чем при более низких значениях температуры.

Исследование влияния температуры на потребление O_2 *M. leidyi* и уравнение температурного ускорения метаболизма Q_{10} в зависимости от

температурных условий показало, что уровень метаболизма *M. leidy* значительно возрастает при высоких температурах, достигая максимальных значений при 26,1°C [Аннинский, Аболмасова, 2000]. Снижение амплитуды биолюминесценции у *M. leidy* и *B. ovata* на несколько порядков при понижении температуры воды до 10 °C объясняется тем, что похолодание гребневика переносит плохо, и численность их популяции в позднеосенний и, особенно, в зимний периоды резко уменьшается [Заика, 2005; Финенко и др., 2000].

Неблагоприятно сказывается на функциональном состоянии гребневиков и повышение температуры воды до 30°C: у них нарушается двигательная активность, снижается уровень метаболизма и т.д. [Аннинский, Аболмасова, 2000; Востоков и др., 2001]. Вместе с тем, имеются данные, что максимальная активность фермент-субстратного комплекса, лежащего в основе явления биолюминесценции, *in vivo* регистрировалась при 30°C [Haddock et al., 2010; Shimomura, 2006]. Однако в наших лабораторных экспериментах максимум интенсивности биолюминесценции зарегистрирован при других температурах: для *M. leidy* – при 26 °C, а для *B. ovata* – при 22°C.

Это подчёркивает то обстоятельство, что амплитудные, энергетические и временные характеристики светоизлучения черноморских гребневиков-вселенцев зависят не только от скорости реакции их люциферин-люциферазных комплексов, но и от совокупности экологических условий, определяющих физиологическое состояние организма.

Таким образом, выполненные нами исследования убедительно доказывают, что вариабельность параметров биолюминесценции гребневиков отражает форму их адаптации к различным факторам среды.

4.3. Модификация параметров светоизлучения планктонных организмов в условиях различной солёности

Солёность (электропроводность) и плотность водной толщи являются не только важнейшими средообразующими факторами, но и в значительной мере определяют экологию и биологию гидробионтов: таксономический состав сообществ, поведенческие реакции популяций, их репродуктивные циклы, миграции и т.д. Вместе с тем, в сравнении с температурой, солёность достаточно консервативный параметр, что убедительно иллюстрируют данные таблицы 33. Действительно, вне зависимости от сезона, глубины и региона Мирового океана солёность морской среды в верхнем деятельном слое находится в пределах достаточно узкого диапазона: 33–39 ‰. Лишь в нескольких морских бассейнах (в первую очередь – Азово-Черноморском, Каспийском и Балтийском морях) абсолютные величины солёности и её вертикальное распределение существенно различаются от общей картины.

Таблица 33. Вертикальная структура поля солёности (‰) в некоторых регионах Мирового океана.

Сезон	Горизонт (м)	РЕГИОН				
		СМ	ТА	АН	ИО	БА
Зима (январь - февраль)	0	37,5-38,5	36-37	33-34	34-36	35-36,5
	25	37 – 39	35-37	33,5-34,5	33,5-35	35-36,5
	50	37-39	36-37	34-34,5	34,5-36	35-36,5
	100	37,5-39	35,5-37	34-34,5	34,5-36	35-36,5
	200	38-39	35,5-36,5	34,5	35-36	35-36,5
Лето (июль - август)	0	37,5-39	35-37	34	34-36	34,5-37
	25	35-38,5	35-37	34-34,5	34-36	34,5-37
	50	38-38,5	35,5-37	34-34,5	34-36	34,5-36,5
	100	38-39	35,5-37	34-34,5	34,5-36	35-36,5
	200	38-39	35-36	34,5	35-35,5	35-36

Обозначения: СМ- Средиземное море; ТА – Тропическая Атлантика;
АН – Антарктика; ИО – Индийский океан;
БА – бореальная зона Атлантики.

Отличительной особенностью Чёрного моря является наличие галоклина, разделяющего поверхностную и глубинную водные массы, а также куполообразная форма изоповерхностей солёности [Иванов и др., 1998]. Максимальный вертикальный градиент солёности в галоклине центральной части моря залегает в слое 60–65 м, а на периферии моря – вблизи горизонта 80 м. В пределах деятельного слоя вплоть до глубин 50–60 м солёность с глубиной возрастает в среднем на 0,5 ‰ [Богуславский и др., 2004]. Для солёности поверхностных горизонтов Чёрного моря характерна резко выраженная сезонная изменчивость: наибольшие её значения наблюдаются в феврале, а минимальные – в июле. При этом максимальные величины поверхностной солёности (19,3 ‰) в любое время года наблюдаются в центральных частях циклонических круговоротов [Богуславский и др., 2004].

Солёность морской среды, являясь важнейшим после температуры и освещённости экологическим фактором, определяет в ряде случаев не только параметры светоизлучения организмов, но даже саму возможность их свечения. Так, среди водных биолюминесцентов лишь ничтожная часть организмов являются пресноводными (несколько видов червей) [Гительзон и др., 1992]. При этом, ряд планктонтов, в особенности низкоорганизованных, являются типичными эвригалинными формами. Например, ночесветку относят к умеренно эвригалинным видам: диапазон солёности вод, где отмечено её массовое развитие, составляет от 34,8‰ [Киселев, 1969] до 18–20‰ [Битюков, 1969; Настенко, 1978, Steindinger et al., 1973].

К сожалению, данных по влиянию солёности среды на характеристики биолюминесценции гидробионтов мало [Тюлькова, Филимонов, 1982; Евстигнеев, 1992]. Между тем, ряд исследований параметров биолюминесценции планктонтов проводится на фоне действия на организм мощных природных факторов, отклик физиологических реакций на которые зачастую недостаточно изучен.

Одним из таких факторов является концентрация солей во внешней среде, обуславливающая существование и функционирование осморегуляторных механизмов, по-разному действующих даже на близкие виды [Marine ecology, 1971]. Светящиеся копеподы во многом определяют характер морской биолюминесценции, влияют на результаты её натуральных изменений. Большинство из них совершают заметные вертикальные и горизонтальные перемещения, пересекая при этом слои с пониженной либо повышенной концентрацией солей. Поэтому нами изучено влияние различной солёности среды на характеристики светоизлучения веслоногих рачков *Pleuromamma borealis* Dahl, 1893.

После 1,5–2 ч отстаивания собранной сетью Джеди и разбавленной пробы планктона (до 8 л) с использованием бинокулярной оптики отбирали половозрелых самок *P. borealis* и помещали в сосуды с профильтрованной водой. Через следующие 1,5–2 ч организмы (по 18–20 экз.) переносили в двухлитровые сосуды с водой заданной солёности. Солёность среды с шагом 3 ‰ (от 26 до 44 ‰) задавали на основе разбавления дистиллированной водой поверхностной морской воды (исходная солёность 35 ‰) либо приготовлением соответствующих растворов (35, 38, 41 и 44 ‰) из искусственной морской соли. Животных содержали без добавления корма. В качестве агента, индуцирующего светоизлучение, использовали электрические импульсы надпороговой плотности [Евстигнеев, Битюков, 1990]. Регистрацию светоизлучения организмов проводили с помощью установки «Свет».

Экспозиция копепод в растворах, приготовленных из искусственной соли (38, 41 и 44 ‰), могла способствовать проявлению рапического фактора (изменение соотношения ионов) и повлиять на результаты экспериментов. Поэтому был приготовлен раствор с концентрацией искусственной морской соли 35 ‰. Биолюминесценция экспонированных в нем *P. borealis* не показала статистически достоверных различий ($t_{\text{эксп}} < t_{0.5}$) с параметрами светоизлучения организмов, экспонированных при этой солёности в естественной среде. Эффект влияния разных концентраций солей на характеристики биолюминесценции 152 экземпляров *P. borealis*, использованных в данных экспериментах, оценивали по изменению временных и энергетических параметров их светоизлучения.

Продолжительность световых вспышек копепод менялась в зависимости от концентрации солей. Общая тенденция – сокращение времени светоизлучения при увеличении их концентрации во внешней среде. Данные, приведённые на рис. 56, свидетельствуют об относительно плавном снижении продолжительности вспышек (экспозиция 18 ч) от распресненных вод к более соленым. Различие между длительностью вспышек при 26 и 44 ‰ статистически значимо ($t_{\text{прибл}}=3,81$; $t_{0.1}=2,20$).

Различие также достоверно между длительностью вспышек копепод в контроле (35 ‰) и содержащихся в сосудах с водой 44 ‰ ($t_{\text{прибл}}=4,31$; $t_{0.1}=2,85$). Средняя продолжительность вспышек в контроле равнялась $(0,5 \pm 0,06)$ с, а в сосуде с наиболее распресненной водой – $(0,64 \pm 0,11)$ с, т. е. статистически была однородна. При малой (6 ч) и большой (72 ч) экспозициях эта тенденция менее выражена. Дисперсионный анализ показал существование стати-

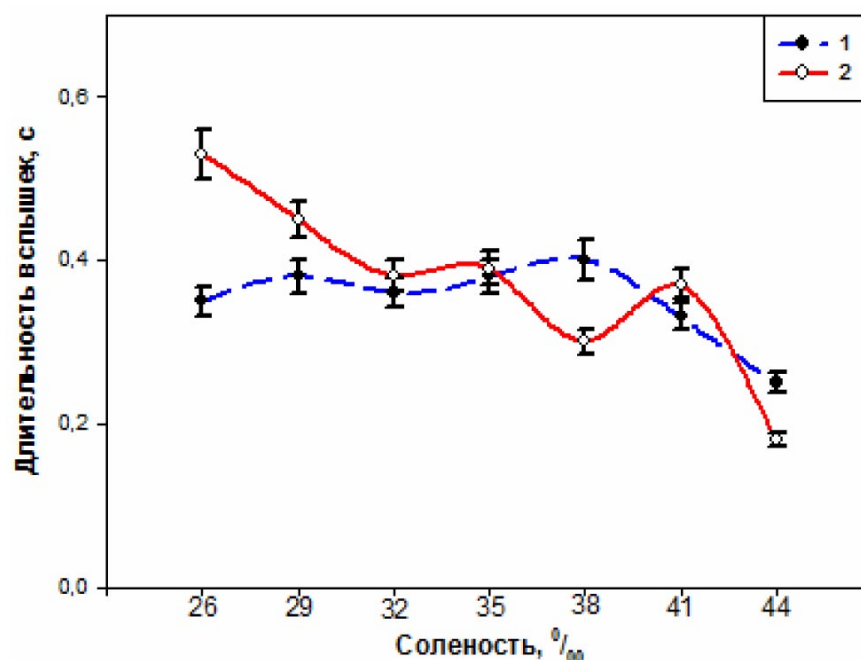


Рис. 56. Зависимость длительности вспышек *P. borealis* от солености среды в экспозиции 6 (1) и 18 ч (2).

стически достоверного влияния концентрации солей и времени экспозиции в них на длительность светового излучения копепод (табл. 34).

В качестве энергетических характеристик определяли интенсивность вспышек, амплитуду и интегральную энергию. Амплитуда вспышек в среднем варьировала в пределах 10–20% при солёностях среды от 26 до 38 ‰, однако различия оказались статистически недостоверными. При повышении солёности (41 и 44 ‰) различия с контролем становились значимыми как на уровне дисперсий ($F_{\text{экс}} = 5,6$; $F_{01} = 9,86$), так и по средним величинам ($t_{\text{экс}} = 5,61$; $t_{001} = 3,79$). Амплитуда вспышек *P. borealis* снизилась более чем в 3 раза по сравнению с контролем (35 ‰) и составила $(3,5 \pm 0,33 \cdot 10^{-4})$ мкВт·см⁻²·экз⁻¹ (рис. 57).

Таблица 34. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния солености и времени экспозиции на длительность биолюминесцентных импульсов *P. borealis*.

Источник дисперсии	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	F-отношение	Уровень значимости
Главный эффект	285,92	10	26,6	3,19	0,0008
Экспозиция	119,02	4	29,8	3,57	0,008
Соленость	134,36	6	22,4	2,69	0,016
Остаточная	1781,88	214	8,33	-	-
Общая	2047,79	224	-	-	-

Тенденция снижения амплитуды вспышек сохранялась и при больших экспозициях, однако различие с контролем составило около двух раз (табл. 35).

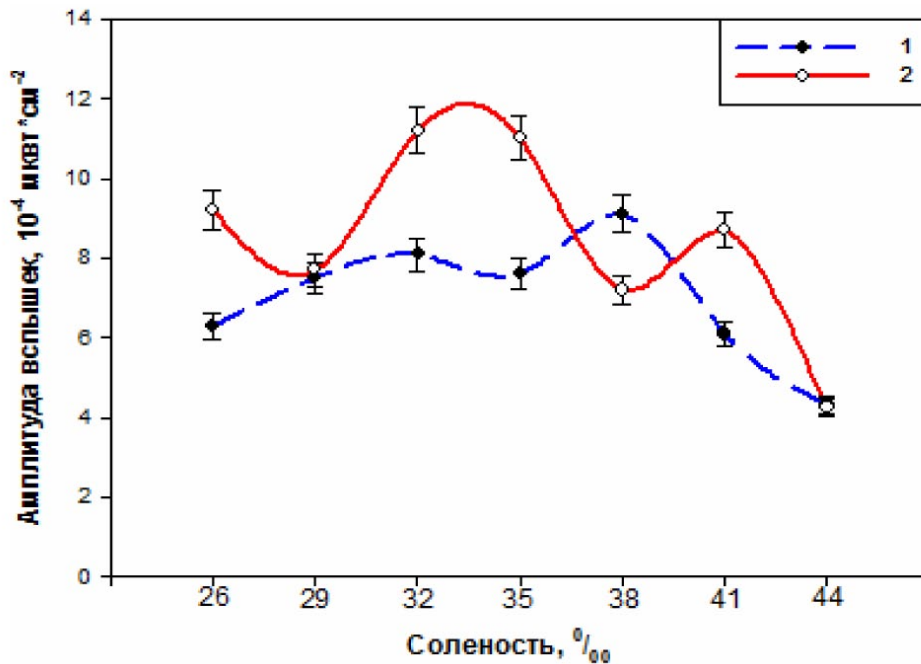


Рис. 57. Амплитуда вспышек *P. borealis* при различных соленостях среды в экспозиции 6 (1) и 18 ч (2).

Дисперсионный анализ показал достоверность с высокой степенью вероятности влияния солёности и экспозиции на амплитуду биолюминесценции *P. borealis* (табл. 36). В той или иной мере сдвиги в интенсивности и интегральной энергии вспышек копепод повторяют отмеченный выше эффект. Влияние этих факторов на них также достоверно.

Таким образом, параметры биолюминесценции меняются при изменении концентрации солей в среде. Однако изменения, связанные с повышением солёности, более заметны и во всех случаях статистически достоверны. Например, интегральная энергия биолюминесценции *P. borealis* при экспозиции, равной 18 ч, в среде с солёностью 44 ‰ почти на порядок ниже таковой при 35 ‰ (табл. 35). Отклонения в концентрации солей от контроля на 3 ‰ не вызывают заметных изменений в параметрах биолюминесценции вне зависимости от экспозиции.

Таблица 35. Средние значения отношения показателей светоизлучения *P. borealis* к таковым контроля при разных солености среды и экспозиции.

Время экспозиции, ч	Соленость*					
	26 ‰			44 ‰		
	A	H	E	A	H	E
6	1,6	1,2	1,3	2,1	1,0	2,8
18	1,1	1,2	1,2	3,0	3,1	9,1
36	0,9	1,1	0,8	0,7	0,5	0,4

A – амплитуда вспышек,

H – средняя интенсивность,

E – интегральная энергия.

* Соленость среды в контроле 35‰

Таблица 36. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния солёности среды и времени экспозиции в ней на энергетические характеристики вспышек *P. borealis*.

Параметр вспышки	Источник дисперсии	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	F
А	Э	24904,15	4	6226,04	6,12
	С	20016,63	6	3336,10	3,28
Н	Э	5373,81	4	1343,45	7,65
	С	4305,42	6	717,57	4,09
Е	Э	204781,11	4	51195,28	2,89
	С	298671,56	6	49778,59	2,90

Веслоногие рачки являются осмоконформерами [Шмидт-Нильсен, 1982]. Однако несмотря на определённую лабильность в пределах естественно меняющейся солёности, что само по себе видоспецифично и зависит даже от популяционной принадлежности организма [Marine ecology, 1971], копеподы, по-видимому, сохраняют небольшую гиперосмотичность [Lance, 1965]. Иными словами, их физиологические функции не абсолютно зависят от внешней среды.

Диапазон вертикальных миграций копепод, которые совершает большинство светящихся видов [Евстигнеев, Битюков, 1990], свидетельствует о возможности пересечения ими среды с различным содержанием солей или длительного пребывания в слоях с различной солёностью (на поверхности или на глубинах более 500 м). В районе сбора животных концентрация солей в слое 0–200 м различалась не более, чем на 1,5‰ (данные отряда гидрологии). Но верхний слой эпипелагиали может содержать и более резкие градиенты солёности, связанные с затоком прибрежных вод, дождевым распреснением, гидротермальными выбросами и т.д. Линзы вод с аномальным содержанием солей отмечаются в прибрежной и центральной зонах Атлантики [Булгаков, 1972]. Отмечено [Константинов, 1986], что планктонные организмы, в том числе и копеподы родов *Calanus*, *Oithona* и др., достаточно чувствительны к изменению солёности вод, что фиксируется по изменению их поведения. Копеподы при наличии выраженного галоклина имеют тенденцию скапливаться у нижних либо верхних его границ, причем минимальный градиент для возникновения солёностного барьера составляет 0,54 ‰ на 1 м³ [Haertel, Osterberg, 1967]. Таким образом, океанические копеподы существуют в среде с меняющейся солёностью и, несмотря на осмоконформность, реагируют на сдвиги в её концентрации.

Биолюминесцентная реакция копепод относится к ферментзависимым процессам и осуществляется через систему интегументальных желез [Harvey, 1952]. Внешнее неспецифическое воздействие приводит к выбросу секрета желез во внешнюю среду и эмиссии света, причем кинетика вспышек свидетельствует об отчетливой регуляции процесса [Евстигнеев, Битюков, 1990].

Приведенные результаты указывают на влияние солености среды на все параметры биолюминесцентной реакции, но существенно оно лишь при значительных изменениях концентрации солей в среде, в первую очередь при её возрастании. Как уже показано, энергетические характеристики светоизлучения наиболее рельефно отражают понижение и повышение солёности: в обоих случаях снижаются абсолютные величины (см. табл. 35). С увеличением времени экспозиции параметры биолюминесценции организмов, содержащихся в инадаптивных условиях, сближаются с таковыми в контроле, однако это может быть следствием и колебательного характера акклимации [Хлебович, 1981].

Компенсация соленосного градиента со средой и достижение изоосмотичности является энергозависимым процессом [Шмидт-Нильсен, 1982]. Происходит это путем транспорта неорганических катионов либо синтеза органических низкомолекулярных веществ, например аминокислот, что более характерно для Crustacea [Проссер, 1977]. Полученная энергия необходима для поддержания гомеостаза. Однако снижение энергетики биолюминесцентных вспышек, по-видимому, в меньшей мере определяется блокированием синтеза люциферина. Одиночные стимуляции копепод электрическими импульсами небольшой силы, осуществляемые нами для оценки потенциальной светоизлучательной способности организмов, приводили к потере не более 5–10% депонированного субстрата [Евстигнеев, Битюков, 1990]. При полном его иссякании на восстановление требуется 2,5–3 ч и на порядок меньше в случае проведенных экспериментов [Евстигнеев, Битюков, 1990].

В большей мере, по нашему мнению, изменение характера светоизлучения может определяться состоянием мышечной системы копепод. Мышечная ткань отличается значительной способностью сохранять сократимость в гипотонической среде [Хлебович, 1974], что, возможно, нашло отражение в меньшем влиянии распресненных вод на биолюминесценцию по сравнению с гиперосмотической средой, но в ней возникает комплекс неспецифических паранекротических реакций. При инадаптивных величинах солёности копеподы могут впадать в состояние локомоторного шока [Ranade, 1957].

Экскреция содержимого биолюминесцентных желез происходит в той или иной мере с помощью мышечной системы. Нарушение степени и времени сократимости её элементов, ответственных за выброс компонентов световой реакции в среду, несомненно, отражается и на количественных характеристиках светоизлучения.

Таким образом, изменение солёности среды модифицирует как временные (длительность вспышек), так и энергетические (амплитуда, интенсивность, энергия) параметры биолюминесцентных вспышек копепод, однако они являются значимыми при сдвигах концентрации солей на 15–20% от контроля и при экспозиции более 6 ч. Время светоизлучения максимально в распреснённых водах и минимально в наиболее солёных. При этом, энергетические характеристики биолюминесценции копепод снижаются в гипо- и гиперосмотической среде и зависят от времени экспозиции в них.

4.4. Роль светящегося планктона в функционировании планктонных сообществ Мирового океана

Роль отдельных групп гидробионтов в формировании амплитудно-частотного спектра биофизических полей, их временной устойчивости, эволюции хорологической структуры и т.д. во многом остаётся неясной. Между тем, без знания закономерностей обусловленности параметров биофизических полей структурно-функциональными характеристиками пелагических сообществ, понять роль и значение этих полей в функционировании морских экосистем и использовать их для целей мониторинга морских акваторий невозможно. Действительно, при единой точке зрения на обусловленность параметров ПБ структурно-функциональными характеристиками планктонного сообщества, роль различных групп планктона в формировании биолюминесценции выяснена недостаточно. Это вызвало необходимость проведения специальных исследований в этом направлении.

4.4.1. Влияние видовой структуры планктонных сообществ на параметры поля биолюминесценции в морях Средиземноморского бассейна и в тропической зоне Атлантического океана

Интерес, проявляемый в последние десятилетия к изучению биолюминесценции моря, определяется, помимо прочего, заманчивой возможностью использовать её амплитудно-частотные характеристики для экспрессной оценки продуктивности пелагиали, получения достоверных характеристик количественного развития пелагических сообществ исследуемого региона и изучения вклада различных групп гидробионтов в формирование светового поля океана в ночное время [Гительзон, 1982; Гительзон и др., 1992, 1993; Гладышев, 1999]. Поэтому в ряде исследований, проведенных с 1972 по 1998 гг., нами рассматривались детали корреляционных зависимостей между составом и обилием планктона и параметрами ПБ в некоторых морях Средиземноморского бассейна. В частности, предпринята попытка уточнить известные ранее [Битюков и др., 1967; Битюков, Хлыстова, 1975; Нарусевич, Токарев, 1989; Tokarev et al., 1999] корреляционные зависимости интенсивности ПБ от общей численности фитопланктона в Чёрном море и важнейшего для феномена биолюминесценции его компонента – панцирных динофитовых водорослей, а также от концентрации зоо- и фитопланктонных фракций планктонного сообщества в Средиземном море.

К анализу были привлечены материалы нескольких рейсов НИС «Академик А.Ковалевский» и НИС «Профессор Водяницкий», выполненных в летний (май-июль), зимний (ноябрь-декабрь) и осенний (сентябрь-октябрь) периоды. Интенсивность биолюминесценции измеряли при многократных (10–30) зондированиях слоя 0–100 м батифотометрами различной конструкции. Однако методики измерений всеми использованными приборами и обработки получаемой информации были идентичны. Так, интервал между зондированиями ПБ

во всех случаях составлял около 3 мин. Интенсивность биолюминесценции в каждом однометровом слое приводилась к абсолютным величинам суммарной мощности излучения с использованием соответствующих переводных коэффициентов, учитывающих мощность эталонного источника света.

Сбор зоопланктона проводили сетью Джеди обловом слоёв 0–10, 0–20, 0–50 и 0–100 м. Сырую биомассу планктона определяли на торзионных весах с соответствующим пересчетом на 1 м³. Идентификацию доминирующих видов проводили Л.М. Хлыстова и А.П. Чеботарёва. Определение количественного развития и качественного состава фитопланктона путем сгущения проб морской воды, отобранных 5-литровым пластиковым батометром, выполняли Т.Ф. Нарусевич и В.И. Шимко.

В период осенне-зимнего перемешивания вод концентрация водорослей в Чёрном море отмечена над слоем термоклина. Аналогичная тенденция отмечена и в вертикальном распределении ПБ [Токарев, 2006]. Учитывая особенности вертикального распределения планктона [Токарев и др., 2002], при изучении корреляционных соотношений интенсивности биолюминесценции с характеристиками планктонного населения массив данных делили на 2 группы: в первую относили планктонтов и биолюминесценцию из верхнего слоя 0–50 м, а во вторую – организмы и свечение в слое 50–100 м. При этом в качестве входных биологических параметров модели рассматривали численность (кл.л⁻¹) панцирных динофитовых водорослей (ПД) и суммарную численность фитопланктона (СФ) на отдельных горизонтах.

В результате анализа выявились тесные корреляционные связи интенсивности биолюминесценции (ИБ) в исследуемом слое как с численностью панцирных динофитовых водорослей ($R_{ИБ\text{ПД}} = 0,75, 0,89$), так и с численностью тотального фитопланктона ($R_{ИБ\text{СФ}} = 0,63, 0,92$). При этом по раздельно проанализированным данным некоторых рейсов зарегистрированы более высокие коэффициенты корреляции между интенсивностью биолюминесценции и концентрацией панцирных динофитовых водорослей в слое 0–100 м – $R(0,70, 0,93)$.

Интересно, что корреляция биолюминесценцией от суммарной численности клеток фитопланктона, в большинстве своем не светящихся, в ряде случаев выражалась более высокими коэффициентами (0,8; 0,95), чем в отмеченных выше для панцирных динофитовых. На наш взгляд, эта «парадоксальная» ситуация объясняется тем, что в местах повышенных скоплений фитопланктона условия, влияющие на физиологическое состояние водорослей, тесно связанное с их способностью к биолюминесценции, оказываются наиболее благоприятными.

Сравнение полученных результатов с опубликованными ранее данными показало их достаточную близость. Так, в неритической зоне Черного моря коэффициент корреляции между общей численностью фитопланктона и интенсивностью биолюминесценции составил 0,81; 0,9 [Битюков и др., 1967], а между биолюминесцентным потенциалом и численностью динофитовых водорослей в фотическом слое Средиземного моря – от 0,8 до 0,96 [Tokarev et al., 1999].

Для анализа связи интенсивности биолюминесценции (ИБ) с параметрами планктона в Средиземном море привлечены, в основном, материалы летних рейсов, благодаря достаточно большому количеству равномерно размещенных по его акватории станций в этот период года. Это дало возможность описать мезомасштабную изменчивость ПБ как функцию усредненных характеристик зоо- и фитопланктона в слоях 0–50, 50–100 и 0–100 м, а также оценить долю каждой из них в изменчивости этого поля.

Расчет коэффициентов корреляции (R) между интенсивностью биолюминесценции и биомассой ($\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$) сетного сестона (CW) показал, что во всех исследованных слоях они имеют достаточно близкие величины: $0,7 \pm 0,15$, значительно отличные на уровне 1%. Регрессионные зависимости этих параметров для каждого слоя описываются уравнениями:

$$\lg \text{ИБ}_{0-50} = 0,74 + 0,57 \cdot \lg \text{CW}_{0-50} \quad (4.4)$$

$$\lg \text{ИБ}_{50-100} = 0,25 + 0,86 \cdot \lg \text{CW}_{50-100} \quad (4.5)$$

$$\lg \text{ИБ}_{0-100} = 0,47 + 0,71 \cdot \lg \text{CW}_{0-100} \quad (4.6)$$

Таким образом, независимо от глубины залегания и толщины исследуемого слоя зависимость средней интенсивности поля биолюминесценции от биомассы сестона аппроксимируется степенной функцией вида:

$$\text{ИБ} = a \cdot \text{CW}^{1/n}, \text{ где } n=1,2 \quad (4.7)$$

Подобие полученной зависимости известным аллометрическим соотношениям между скоростью метаболических реакций и размерами тела различных организмов [Petters, 1983] служит подтверждением биологического происхождения и нативности биолюминесценции морской среды, возникающей в результате метаболических реакций гидробионтов.

Аналогичные исследования, проведенные в зимний период, но по слоям меньшей протяженности, показали достаточно близкие результаты. В частности, коэффициент регрессии между интенсивностью биолюминесценции и сырой биомассой зоопланктона составлял в среднем 0,66.

Особый интерес представляла оценка роли зоо- и фитопланктонных фракций планктонного сообщества в формирование биолюминесценции фотического слоя Средиземного моря. При допущении, что связь биомассы планктона с интенсивностью биолюминесценции близка к линейной, уравнение множественной регрессии [Афифи, Эйзен, 1982] имело вид:

$$\text{ИБ}_{0-100} = -0,986 + 0,099 \cdot \text{СФ}_{0-100} + 0,028 \cdot \text{СЗ}_{0-100} \quad (4.8)$$

Анализ рассчитываемых в процессе пошаговой регрессии коэффициентов r^2 показал, что после включения в уравнение (5) первой независимой переменной (биомассы фитопланктона – СФ) оставшаяся необъясненной этим уравнением дисперсия составляла около 19%. Добавление второй переменной (биомассы зоопланктона – СЗ) в это уравнение позволило уменьшить

долю необъясненной дисперсии еще более чем на 8%. Это свидетельствует о существовании сильной связи ПБ с параметрами планктонного сообщества или, по крайней мере, с одним из них. Оставшаяся необъясненной дисперсия ПБ (11%) связана, вероятно, с иными фракциями планктона, в частности, с бактериопланктоном [Гордиенко и др., 1980; Lapota et al., 1988] а также с другими группами гидробионтов.

Для сопоставления коэффициентов регрессии в единой системе измерения и описания прогностической модели ПБ в Средиземном море уравнение множественной линейной регрессии (5) было представлено в терминах стандартизованных независимых переменных $СФ'$ и $СЗ'$ [Афифи, Эйзен, 1982]:

$$ИБ = a_0 + 0,652 \cdot СФ' + 0,365 \cdot СЗ' \quad (4.9)$$

где: $СФ'$ и $СЗ'$ – соответствующие независимые переменные, нормированные на среднеквадратичные отклонения.

Как и следовало ожидать, в прогностическую модель (6) с заметно большим весом входит переменная суммарной биомассы клеток фитопланктона, нежели биомассы зоопланктона. О более значимом вкладе растительного планктона в формирование биолюминесцентного потенциала морей Средиземноморского бассейна свидетельствуют и уровни частных коэффициентов корреляции (r) для этих переменных:

$$r_{ИБ'СФ} = 0,64, 0,98 \quad \text{и} \quad r_{ИБ'СЗ} = 0,43, 0,82$$

Таким образом, ПБ в фотическом слое Средиземного моря может быть достаточно точно описано с помощью двухпараметрической модели с входными параметрами, отражающими распределение биомассы фито- и зоопланктона по его акватории.

Учитывая существующее мнение о региональной дифференциации вклада отдельных компонентов планктонного сообщества в формирование ПБ [Lapota et al., 1988], необходимо было сравнить полученные для морей Средиземноморского бассейна данные с подобными материалами из других регионов Мирового океана. Такие расчёты выполнены для зимнего периода (январь-март) в одном из самых динамичных регионов – тропической Атлантике, на 4-х многочасовых станциях в период 8-го рейса НИС «Академик Вернадский». Станции 811, 813 и 817 располагались на одной широте ($14^{\circ}30' N$) по мере «старения» вод африканского апвеллинга (рис. 57). Станция 781 располагалась достаточно близко по широте к этим станциям, однако по долготе отстояла от них более чем на 2000 миль.

Станции выполнялись в дрейфе судна в 22 ч поясного времени. Интенсивность биолюминесценции измерялась при 2-3-кратном зондировании водной толщи батифотометром со светозащитным тубусом [Токарев, 2006] при скорости зондирования в $1,2 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$. Пробы фито и зоопланктона собирали с по-

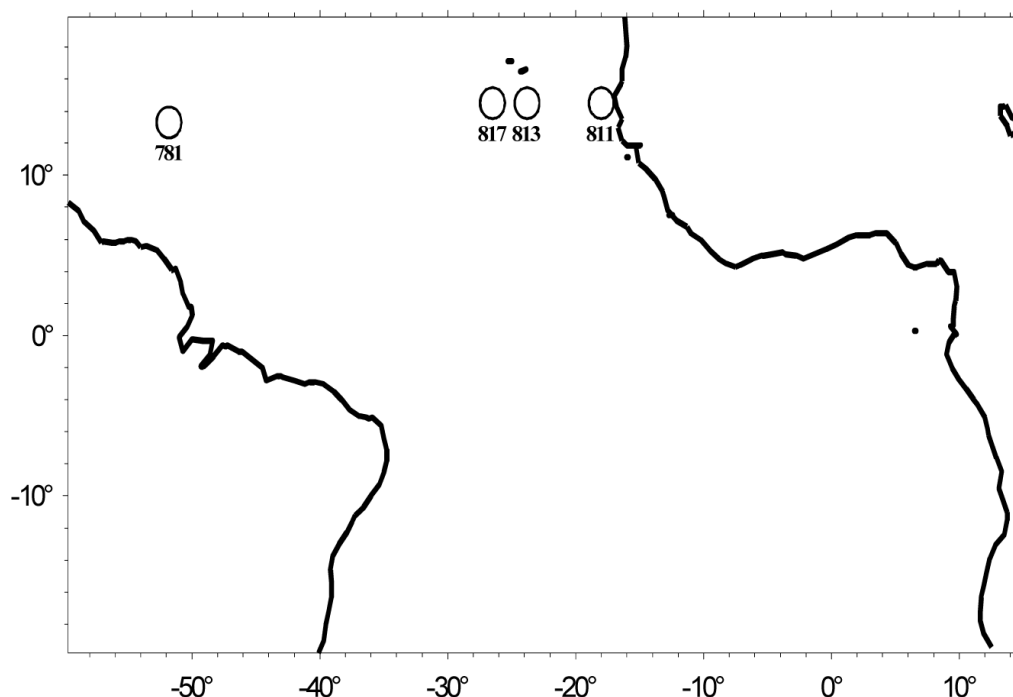


Рис. 57. Географическое положение станций тропической зоны северной Атлантики, на которых исследовалась роль различных фракций планктонного сообщества в формировании ПБ.

мощью сети Джеди в слоях 0–10, 10–25, 25–50, и 75–100 м. Фитопланктон собирали также при помощи гирлянды гидрологических 1-литровых батометров на горизонтах 0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 и 100 м. Исследуемая акватория охватывала район со сложной системой течений. Прилегающий к африканскому материку и островам Зеленого мыса восточный участок занят водами Канарского течения, пополняющимися глубинными водами прибрежных апвеллингов. Западнее 20° W в эвфотическом слое представлены отдельные струи Межпассатного противотечения и Северное пассатное течение. В акватории около южноамериканского континента, заметное влияние на распределение гидрологических, биологических и биофизических характеристик водной толщи оказывало Антило-Гвианское противотечение южного направления [Параничев и др., 1975].

Это предопределяло сложную картину мозаичного распределения характеристик планктонного сообщества на фоне проявления его основных, достаточно подробно описанных трендов [Грезе, 1971]. Одной из таких общих закономерностей распределения сестона в северной части Тропической Атлантики является, в частности, постепенное его обеднение от африканского побережья в западном направлении [Битюков, Сажина, 1975], что является отражением пространственно-временной сукцессии планктонного сообщества по мере “старения” вод [Билева, 1977].

Результаты измерений на станциях 811–817, расположенных в районе интенсивного апвеллинга и выполненных в течение одной недели в наиболее продуктивный сезон для этого региона [Грезе, 1971], позволили исследо-

вать вклад различных компонентов планктона в формирование вертикальной структуры ПБ по мере сукцессии сообщества, что представляет значительный теоретический интерес [Vinogradov 1997; Evstigneev et al., 1994]. Выбор для сопоставления станции 781 обусловлен её расположением на приблизительно таком же расстоянии от южноамериканского побережья, как и ст. 817 от африканского, и тем, что она находится в области стыка приповерхностных потоков восточного и западного направлений [Битюков, Сажина, 1975]. Это приводит к периодическому возникновению здесь зоны конвергенции и олиготрофии.

Полученные результаты сведены в таблицы и рисунки. В таблицах 35–38 приведены списки потенциальных (реальных и условных) биолюминесцентных из числа копепод. Веслоногие раки выбраны для анализа из всех других таксонов зоопланктонов по причине их наибольшей массовости в исследуемом регионе [Гордеева, Шмелева, 1971]. Кроме того, веслоногие раки, составляющие до 80% биомассы мезозоопланктона в Мировом океане, вносят, по мнению некоторых авторов, второй после перидиниевых водорослей вклад в формирование биолюминесцентного потенциала [Евстигнеев, Битюков, 1990].

Таблица 35. Виды копепод, отнесенные к светящимся (А) и условно светящимся (В) на ст. 811.

Виды копепод	
А	В
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	<i>Undinula vulgaris</i>
<i>P. borealis</i>	<i>Calacalanus styliremis</i>
<i>P. gracilis</i>	<i>Paracalanus aculeatus</i>
<i>P. piseki</i>	<i>Clausocalanus furcatus</i>
<i>P. xiphias</i>	<i>C. ingens</i>
<i>Lucicutia flavicornis</i>	<i>Aetideus armatus</i>
<i>L. gemina</i>	<i>Euaetideus giesbrechti</i>
<i>L. ovalis</i>	<i>Gaetanus minor</i>
<i>Heterorhabdus papilliger</i>	<i>Euchirella rostrata</i>
<i>Euchaeta marina</i>	<i>Scaphocalanus echinatus</i>
<i>Scolecithrix danae</i>	<i>Temora discandate</i>
<i>Oncaea conifera</i>	<i>C. curta</i>
<i>O. obtusa</i>	<i>C. pachydactyla</i>
<i>O. venusta</i>	<i>C. simplex</i>
<i>Candacia armata</i>	<i>Acartia danae</i>
<i>Oithona similes</i>	<i>Oithona decipiens</i>
<i>Oncaea curta</i>	<i>O. plumifera</i>
<i>O. media</i>	<i>O. setfigera</i>
<i>O. mediterranea</i>	<i>O. dentipes</i>
<i>O. minuta</i>	<i>O. ornata</i>
<i>Sapphirina nigromaculata</i>	<i>O. ovalis</i>
<i>T. stilifera</i>	<i>O. subtilis</i>
	<i>O. zernovi</i>
	<i>Corycaeus gracilens</i>
	<i>C. ovalis</i>
	<i>C. speciosus</i>
	<i>C. typicus</i>

Таблица 36. Виды копепод, отнесённые к светящимся (А) и условно светящимся (В) на ст. 813.

Виды копепод	
А	В
<i>Eucalanus attenuatus</i>	<i>Eucalanus crassus</i>
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	<i>Undinula vulgaris</i>
<i>P. borealis</i>	<i>Mecinocera clausi</i>
<i>P. gracilis</i>	<i>Calocalanus styliremis</i>
<i>P. piseki</i>	<i>Paracalanus aculeatus</i>
<i>P. xiphias</i>	<i>Clausocalanus furcatus</i>
<i>Lucicutia flavicornis</i>	<i>C. ingens</i>
<i>L. gemina</i>	<i>Aetideus armatus</i>
<i>L. ovalis</i>	<i>Euaetideus giesbrechti</i>
<i>Heterorhabdus papilliger</i>	<i>Gaetanus minor</i>
<i>Scolecithrix danae</i>	<i>Euchirella rostrata</i>
<i>Oncaea conifera</i>	<i>Udenchaeta plumosa</i>
<i>O. obtusa</i>	<i>Scolecithricella tenniserrata</i>
<i>O. venusta</i>	<i>Candacia curta</i>
<i>Corycaeus elongatus</i>	<i>C. simplex</i>
<i>Sapphirina metallina</i>	<i>Acartia danae</i>
<i>Euchaeta marina</i>	<i>A. negligens</i>
<i>Candacia armata</i>	<i>Oithona decipiens</i>
<i>C. pachydactyla</i>	<i>O. minuta</i>
<i>Oithona similes</i>	<i>O. nana</i>
<i>Oncaea curta</i>	<i>O. plumifera</i>
<i>O. media</i>	<i>Oncaea borealis</i>
<i>O. mediterranea</i>	<i>O. dentipes</i>
<i>O. minuta</i>	<i>O. ovalis</i>
<i>Corycaeus speciosus</i>	<i>O. zernovi</i>
<i>C. typicus</i>	<i>O. nana</i>
<i>Temora stilifera</i>	<i>Lubbockia squilimana</i>
	<i>Corycaeus gracilis</i>
	<i>C. ovalis</i>
	<i>Temora discandata</i>

На фоне высокой численности светящихся динофлагеллят и копепод вклад эпизодически встречающихся в планктоне представителей макропланктона (медуз, полихет, мизид и т.д.) в формирование биолюминесцентного потенциала фотического слоя незначителен [Гительзон и др., 1992], поэтому оценку их влияния на характеристики биолюминесценции не проводили. Отнесение тех или иных видов к светящимся или условно светящимся проводилось на основании приводимых в различных источниках списков видового состава соответствующих категорий планктона [Harvey, 1952; Евстигнеев, Битюков, 1990; Евстигнеев и др., 1993], а также проведённых нами в данной работе уточнений. Подобная классификация планктонных водорослей, в частности, из идентифицированных в пробах 54 видов из отдела *Dynophyta* позволила отнести к числу потенциальных биолюминесцентов только 7 видов: *Ceratium fusus*, *Glenodinium lenticulata*, *Peridinium trochoideum*, *P. breve*, *Gyrodinium fulaum*, *G. fasiforue*, *G. sanguinment* [Евстигнеев и др., 1993].

Таблица 37. Виды копепод, отнесённые к светящимся (А) и условно светящимся (В) на ст. 817.

Виды копепод	
А	В
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	<i>Undinula vulgaris</i>
<i>P. borealis</i>	<i>Mecinocera clausi</i>
<i>P. gracilis</i>	<i>Calocalanus styliremis</i>
<i>P. piseki</i>	<i>Paracalanus aculeatus</i>
<i>P. robusta</i>	<i>Clausocalanus furcatus</i>
<i>P. xiphias</i>	<i>C. ingens</i>
<i>Lucicutia clausi</i>	<i>Aetideus armatus</i>
<i>L. flavicornis</i>	<i>Euaetideus giesbrechti</i>
<i>L. gemina</i>	<i>Gaetanus minor</i>
<i>L. ovalis</i>	<i>Euchirella rastrata</i>
<i>Heterorhabdus papilliger</i>	<i>Undenchaeta plimusa</i>
<i>Scolecithrix danae</i>	<i>Scolecithricella tenniserrata</i>
<i>Oncaea conifera</i>	<i>Candacia curta</i>
<i>O. obtusa</i>	<i>C. simplex</i>
<i>O. venusta</i>	<i>Acartia danae</i>
<i>Corycaeus elongatus</i>	<i>A. negligens</i>
<i>Sapphirina metallina</i>	<i>Oithona decipiens</i>
<i>Euchaeta marina</i>	<i>O. nana</i>
<i>Candacia armata</i>	<i>O. plumifera</i>
<i>Candacia pachydactyla</i>	<i>O. setigera</i>
<i>Oncaea curta</i>	<i>Oncaea borealis</i>
<i>O. media</i>	<i>O. dentipes</i>
<i>O. mediterranea</i>	<i>O. ovalis</i>
<i>O. minuta</i>	<i>O. zernovi</i>
<i>Corycaeus speciosus</i>	<i>Lubbockia squilimana</i>
<i>C. typicus</i>	<i>Corycaeus gracilis</i>
<i>Temora stilifera</i>	<i>C. ovalis</i>

В табл. 39 приведены материалы камеральной обработки планктонных проб и измерений интенсивности ПБ в различных слоях, а в табл. 40 – таковые для горизонтов отбора проб фитопланктона. При этом, поскольку роль криптонад в жизни и продуктивности моря ничтожна [Пицык, Георгиева, 1971], при рассмотрении динофитовых водорослей имелись в виду исключительно перидинии (динофлагелляты). Наконец, на рисунках 58 и 59 показано вертикальное распределение биолюминесцентного потенциала и температуры.

Из представленных материалов следует, что характеристики биолюминесценции Тропической Атлантики определяются уровнем развития планктона, зависящего, в свою очередь, от гидрологических параметров водных масс. Так, интенсивность биолюминесценции на ст. 811, существенно более «трофной» в сравнении со ст. 817 (объем сестона в слое 0-100 м отличался в 3,95 раза), превосходила таковую в этом слое на ст. 817 в 4,53 раза (табл. 39).

Таблица. 38. Виды копепод, отнесенные к светящимся (А) и условно светящимся (В) на ст. 781.

Виды копепод	
А	В
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	<i>Undinula vulgaris</i>
<i>P. borealis</i>	<i>Mecinocera clausi</i>
<i>P. gracilis</i>	<i>Calocalanus styliremis</i>
<i>P. piseki</i>	<i>Paracalanus aculeatus</i>
<i>P. robusta</i>	<i>Clausocalanus furcatus</i>
<i>P. xiphias</i>	<i>C. ingens</i>
<i>Lucicutia clausi</i>	<i>Aetideus armatus</i>
<i>L. flavicornis</i>	<i>Euaetideus giesbrechti</i>
<i>L. gemina</i>	<i>Gaetanus minor</i>
<i>L. ovalis</i>	<i>Euchirella rastrata</i>
<i>Heterorhabdus papilliger</i>	<i>Udenchaeta plumosa</i>
<i>Scolecithrix danae</i>	<i>Scolecithricella tenniserrata</i>
<i>Oncaea conifera</i>	<i>C. curta</i>
<i>O. obtusa</i>	<i>C. pachydactyla</i>
<i>O. venusta</i>	<i>C. simplex</i>
<i>Corycaeus elongatus</i>	<i>Acartia negligens</i>
<i>Sapphirina metallina</i>	<i>A. danae</i>
<i>Euchaeta marina</i>	<i>Oithona decipiens</i>
<i>Candacia armata</i>	<i>O. plumifera</i>
<i>Oncaea curta</i>	<i>O. setfigera</i>
<i>O. media</i>	<i>Oncaea borealis</i>
<i>O. mediterranea</i>	<i>O. dentipes</i>
<i>O. minuta</i>	<i>O. ovalis</i>
<i>Corycaeus speciosus</i>	<i>O. zernovi</i>
	<i>Lubbockia squilimana</i>
	<i>Corycaeus gracilis</i>
	<i>C. ovalis</i>
	<i>C. typicus</i>

Ещё больше эти различия для слоя 0-50 м, достигая в слое 25-50 м максимальной разницы по биомассе сестона (в 7,67 раза) и по интенсивности биолюминесценции (в 6,83 раза). Однако с глубиной эти различия в значительной мере нивелируются, а для слоя 75-100 м они практически отсутствуют (табл. 39). Эта закономерность сохраняется для всех рассматриваемых компонентов планктонного сообщества (пирофитовых водорослей и копепод) и для всего региона северной части тропической зоны Атлантического океана (рис. 58 и 59; табл. 39 и 40).

Характер вертикального распределения интенсивности биолюминесценции на анализируемых станциях оказался типичным.

На ст. 811 и 813 отмечен максимум биолюминесценции в верхнем гомотермном слое (ВГС) и непосредственно в слое скачка (рис. 58), что характерно для областей с повышенным содержанием планктона, примыкающих к зонам поднятия вод [Мартыненко, 1990]. На ст. 817, напротив, распре-

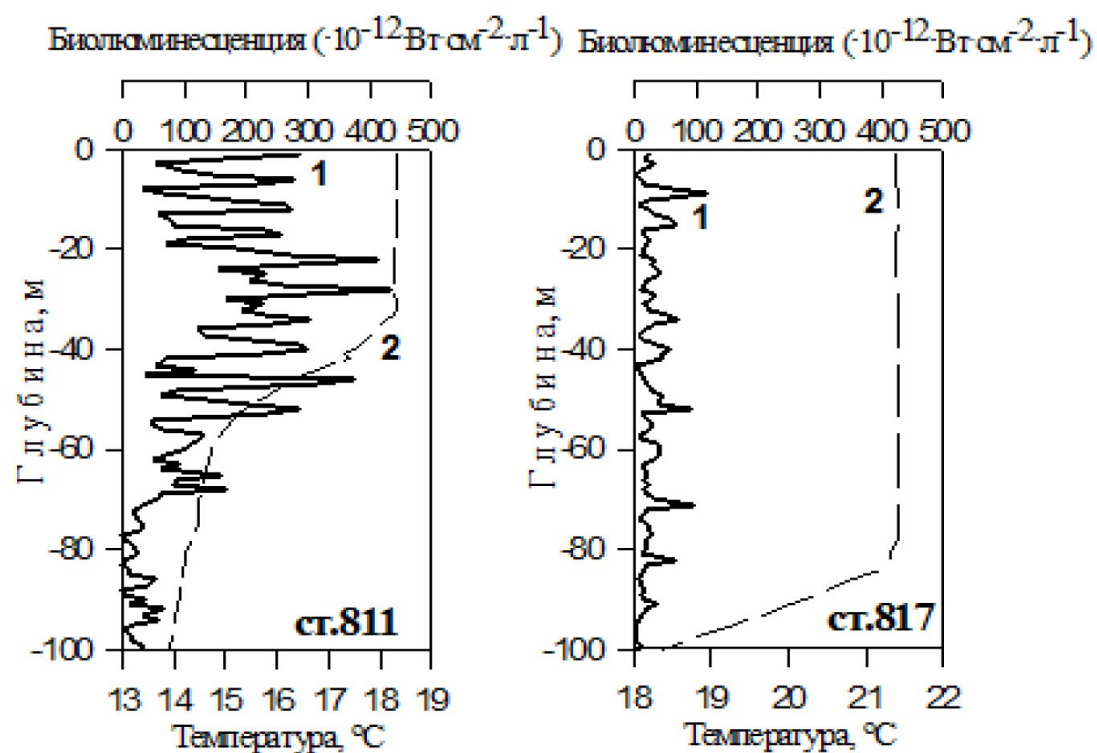
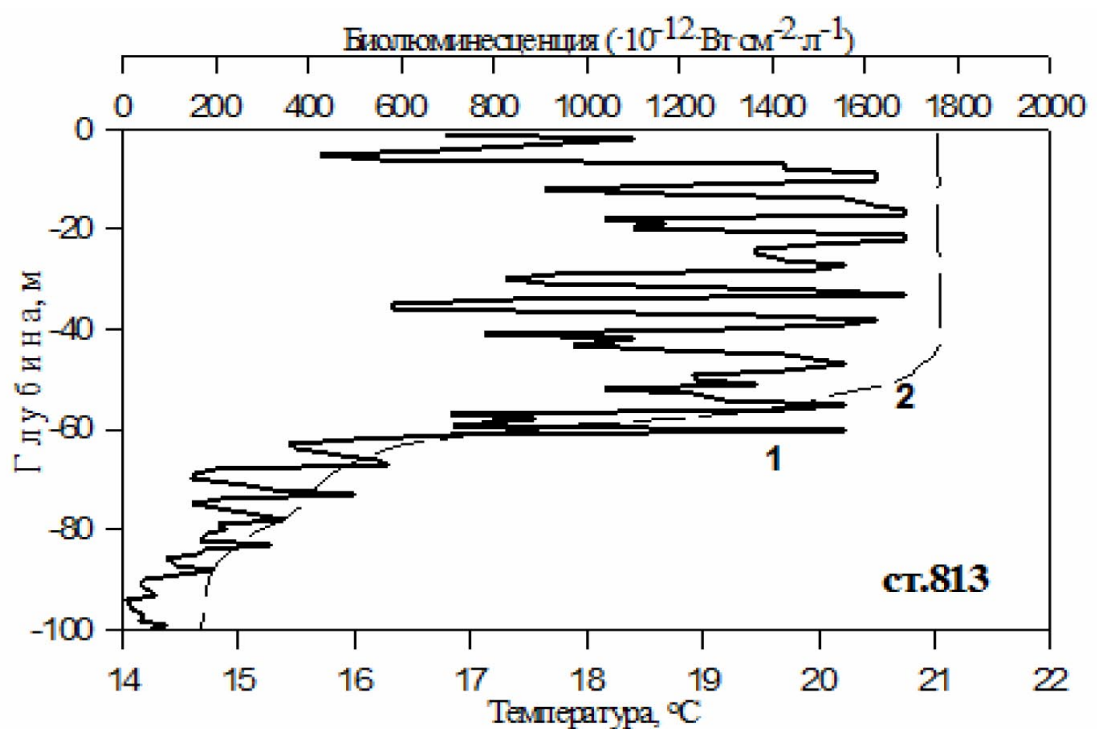


Рис. 58. Вертикальная структура билюминесценции (1) и температуры (2) на станциях 811, 813 и 817.

деление биолюминесценции равномерно по всему фотическому слою и ее интенсивность невелика (рис. 58; табл. 39). Такой тип вертикальной структуры ПБ, характерный также для ст. 781 (рис. 59), типичен для зон, прилегающих к конвергенции водных масс [Гительзон и др., 1992; Гладышев, 1999].

При незначительной разнице в видовом разнообразии потенциальных зоопланктонных биолюминесцентов на анализируемых станциях (от 50 до 57 видов, табл. 35 и 36), на ст. 811 и 813 отмечено значительно более высокое их количественное развитие (табл. 39). Кроме того, наблюдалось увеличение видового разнообразия светящихся копепоид по мере сукцессии планктонного сообщества, что отмечено некоторыми авторами в качестве характерной особенности ПБ в центральной Атлантике [Evstigneev et al., 1994].

Так, если на находящейся в зоне апвеллинга ст. 811 зарегистрировано 22 вида светящихся копепоид (табл. 35), то на ст. 813 и 817, в зоне «старения» апвеллинговых вод – уже по 27 таковых (табл. 36 и 37), с уменьшением до 24 в зоне конвергенции, на ст. 781 (табл. 39).

Численность фитопланктонных биолюминесцентов в слое 0-100 м, как и следовало ожидать, на ст. 811 превосходила таковую на остальных станциях исследуемого региона: ст. 813 – в 1,7 раза, ст. 817 – в 5,4 раза, а ст. 781 – в 7,8 раза (табл. 39).

Таблица 39. Вертикальная структура средних величин интенсивности биолюминесценции (B , 10^{-12} ватт \cdot см $^{-2}$ \cdot л $^{-1}$), биомассы сестона (C , см 3 \cdot м $^{-3}$), полной численности копепоид ($Ч_k$, экз \cdot м $^{-3}$), биолюминесцентов (A) и условных биолюминесцентов (B)

Станция	Параметр	Слой (м)							
		0-10	10-25	25-50	50-75	75-100	0-50	50-100	0-100
781	Б	28,1	23,1	26,6	39,6	16,8	25,8	28,2	27,0
	С	0,211	0,286	0,205	0,274	0,222	0,230	0,248	0,239
	$Ч_k$	410	650	1022	781	375	789	578	683
	А	43	39	61	106	131	51	119	85
	В	93	223	226	248	87	199	168	183
811	Б	153,2	197,9	204,8	96,3	21,8	192,5	59,2	125,1
	С	2,548	2,002	3,933	0,756	0,230	3,076	0,493	1,783
	$Ч_k$	3927	5779	5545	2790	635	3353	1714	2533
	А	177	193	126	56	29	156	43	99
	В	302	880	1081	1477	397	1021	937	979
813	Б	1054,1	1386,7	1224,7	629,9	134,8	1239,1	413,9	826,5
	С	1,814	2,096	1,895	0,862	0,476	1,937	0,669	1,303
	$Ч_k$	3372	2818	4010	1947	295	3525	1121	2323
	А	209	274	249	72	22	248	37	143
	В	912	1219	1267	880	54	1182	467	824
817	Б	33,4	30,3	30,0	30,6	18,4	31,2	24,5	27,6
	С	0,490	0,572	0,513	0,456	0,281	0,526	0,369	0,448
	$Ч_k$	1982	1587	1313	1151	599	1529	875	1202
	А	35	49	131	49	66	87	57	72
	В	881	449	361	281	224	351	233	292

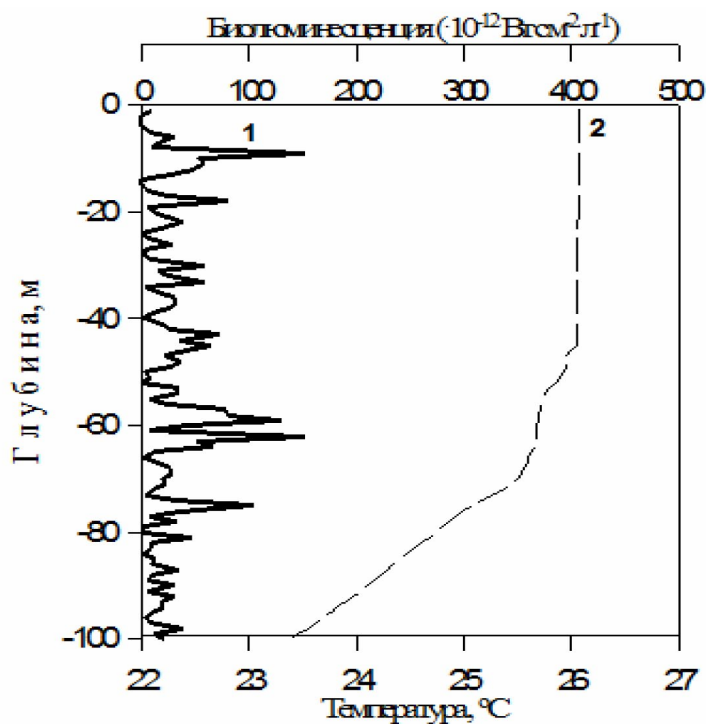


Рис. 59. Вертикальная структура биолюминесценции (1) и температуры (2) на ст.781.

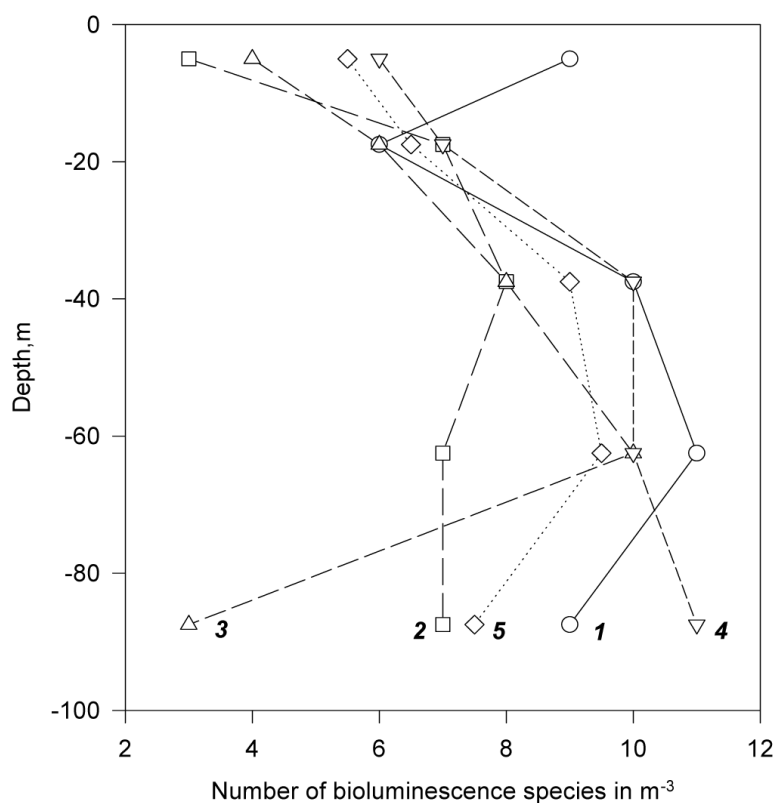


Рис. 60. Вертикальное распределение светящихся видов копепод в ночное время на станциях северной части тропической зоны Атлантического океана: 1 – ст. 781; 2 – ст. 811; 3 – ст. 813; 4 – ст. 817; 5 – средняя величина светящихся видов.

Таблица 40. Вертикальная структура биолюминесценции (Б, 10^{-6} мквт \cdot см $^{-2} \cdot$ л $^{-1}$), суммарной численности (Σ , тыс \cdot кл \cdot м $^{-3}$) динофитовых водорослей, а также общего количества реальных и условных биолюминесцентов (А+В) из их числа (экз \cdot м $^{-3}$).

Станция	Параметр	Горизонт (м)										
		0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
811	Б	226	170	176	231	272	135	94	53	11	18	34
	Ч _п	24000	10500	25000	18400	6600	15400	11000	6650	*	7200	0
	A+B	500	0	2000	0	0	35	1000	0	*	2400	00
813	Б	903	1495	1322	890	1213	1270	995	194	207	71	78
	Ч _п	18000	10000	16000	16000	19500	*	13200	5700	3600	2400	*
	A+B	2000	1000	1000	0	1000	*	1500	0	0	0	*
817	Б	20	52	18	28	49	44	41	51	19	23	11
	Ч _п	*	18000	34000	20000	31200	*	13800	25200	10000	21600	
	A+B	*	1200	0	0	0	*	0	300	0	0	00
781	Б	3	87	14	27	11	14	59	22	17	14	16
	Ч _п	7800	21000	19000	12500	11400	8000	6500	1650	14000	6400	0
	A+B	0	0	0	0	0	0	0	50	0	800	00

* нет данных

Однако вертикальное распределение по слоям потенциальных биолюминесценто-копепод (А+В) в процентах от их общей численности оказалось на всех станциях близким. Причем, начиная со слоя 10-25 м, не наблюдалось существенного увеличения численности потенциальных биолюминесценто-копепод с глубиной, а в слое 75-100 м их число синхронно с общей численностью копепод значительно уменьшилось (табл. 39).

Учитывая возможные неточности и даже ошибки при отнесении копепод к группе условных биолюминесценто-копепод [Евстигнеев, Битюков, 1990], в дальнейшем анализе принимали во внимание распределение только заведомых биолюминесценто-копепод. На рис. 60 приведены графики вертикального распределения количества видов светящихся копепод. Для исследования вертикального распределения светящихся копепод вычислены ранжированные ряды суммарного числа видов реальных и условных биолюминесценто-копепод (А+В) по их численности в отдельных слоях (рис. 61).

На представленных материалах наблюдается увеличение суммарного для всех станций количества видов до глубины 50-75 м (от 70 видов в слое 0-10 м до 118 в слое 50-75 м), после чего следует их значительное уменьшение (87 в слое 75-100 м). При этом, более всего зарегистрировано видов с относительно малой численностью (до 15 экз·м⁻³), вносящих незначительный вклад в создание биолюминесцентного потенциала ст. 817) наблюдается существенное снижение числа светящихся видов в слое 75-100 м. Об этом свидетельствует также изменение с глубиной среднего количества светящихся видов для всех станций в ночное время (рис. 60). Приведенные факты противоречат положению о всеобщей тенденции увеличения с глубиной (до 200 м) числа светящихся видов копепод [Евстигнеев, Битюков, 1990], сделанный ими по результатам планктонных сборов в южной Атлантике. Этот вывод справедлив, видимо, только для отдельных регионов (например, ст. 817), сезонов и времени суток.

Наконец, было рассмотрено вертикальное распределение численности наиболее массовых и общих для всех станций видов светящихся копепод (табл. 41). Оказалось, что все они являются активными мигрантами и за исключением хищника *Heterorhabdus papilliger* типичными эврифагами. У большинства видов характерен отмеченный выше тип вертикального распределения со значительным уменьшением численности в слое 75-100 м (табл. 41). Однако вертикальное распределение *Oncaea conifera* оказалось совершенно иным. В области дивергенции вод резкий спад её численности начинался уже в слое 50-75 м, а в зоне конвергенции, наоборот – максимальная численность этой копеподы зарегистрирована в слое 75-100 м. Если к тому же учесть отсутствие её в слое 0-10 м на станциях в области конвергенции (ст. 817 и ст. 781) и большую численность в этом слое в зоне подъёма вод (ст. 811), то можно считать, что *O. Conifera* – типичный вид-идентификатор зон дивергенции [Токарев, 2006; Токарев и др., 1997].

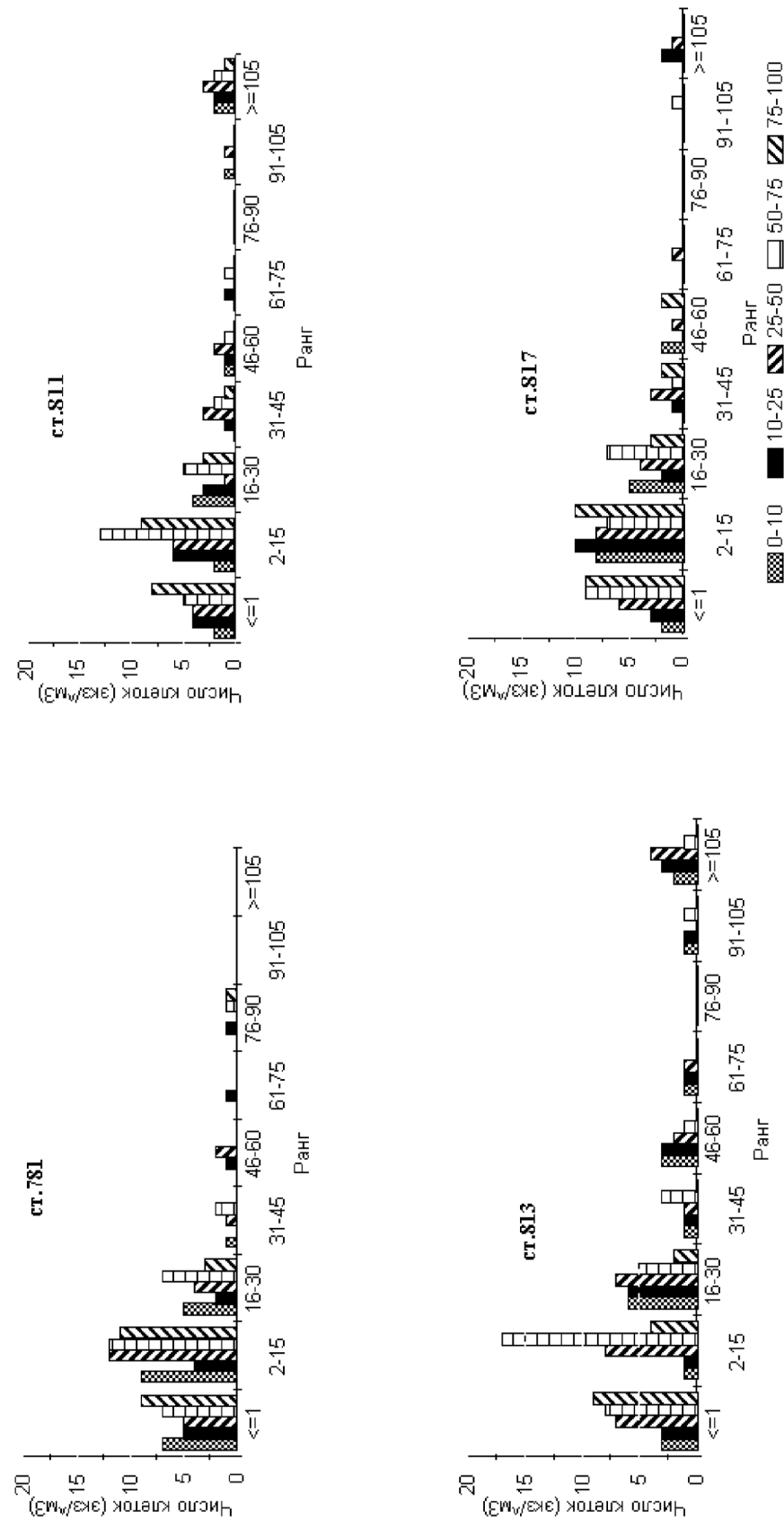


Рис. 61. Вертикальное послонное распределение суммарного количества реальных и условных биолуминесценто-копелод по рангам их численности.

Как следует из табл. 40, общая численность пиропитовых водорослей и их вертикальное распределение были на всех рассмотренных станциях близки. Последнее оказалось неожиданным, поскольку литературные источники свидетельствовали о преимущественном развитии динофитовых водорослей в восточной Атлантике у африканского побережья, снижении их численности в западном направлении при минимальных её величинах вблизи южноамериканского берега [Пицык, Георгиева, 1971]. Данные отличия объясняются, по-видимому, мало изученными циклами межгодовой изменчивости фитопланктона тропической зоны Атлантического океана [Грезе, 1971], связанными с различной интенсивностью циркуляции течений, солнечной активностью и т.д.

Таблица 41. Вертикальное распределение наиболее массовых видов светящихся копепод (экз•м⁻³) в фотическом слое исследованных регионов.

Вид	Станция	Слой (м)				
		0-10	10-25	25-50	50-75	75-100
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	811	0	1,2	0,6	0,3	0,7
	813	0	2,6	0	0,2	0
	817	0,6	0,3	0,3	0,6	0
	781	10,7	0	1,0	5,5	0,9
<i>P. borealis</i>	811	1,0	0,6	0,3	1,5	0,7
	813	0	0	0	0,8	0
	817	4,9	1,1	25,6	0,3	1,1
	781	0	0	0,3	0	0
<i>P. gracilis</i>	811	0	15,3	0	1,5	1,0
	813	0	0	0	4,9	0
	817	1,0	1,1	0,5	0	0
	781	0,7	8,8	5,3	0,3	8,3
<i>Lucicutia flavicornis</i>	811	0	14,7	0	19,2	8,3
	813	0	0	0,4	0	0,3
	817	0	0	0,6	1,2	16,8
	781	5,7	17,6	10,4	31,1	0
<i>Heterorhabdus papilliger</i>	811	0	0	0	1,2	0,7
	813	0	1,2	0	0,2	0,3
	817	0	0	0,3	0,3	4,2
	781	0,6	0,6	0,3	0,3	0,3
<i>Scolecithrix danae</i>	811	0,7	3,0	1,0	5,5	0
	813	2,5	2,4	2,0	0	0
	817	19,6	3,2	53,9	14,7	0
	781	1,0	2,3	1,4	2,1	1,7
<i>Oncaea conifera</i>	811	98,0	102,9	34,4	8,0	0,3
	813	18,9	65,4	43,7	19,6	1,6
	817	0	26,3	34,1	15,8	42,1
	781	0	0	1,4	15,5	24,2
<i>O. minuta</i>	811	19,3	88,4	34,4	9,7	0
	813	151,2	163,1	131,2	25,0	0
	817	8,6	25,5	59,8	16,2	25,2
	781	0	0	0	15,5	9,6

По результатам проведённых работ вычислены параметры уравнений регрессии и коэффициенты корреляции между интенсивностью биолюминесценции (ИБ) и некоторыми характеристиками планктонного населения: биомассой сестона CW , общей численностью копепод $Ч_k$, численностью реальных (A_k) и потенциальных $(A+B)_k$ копепод-биолюминесцентоидов, а также общей численностью динофитовых водорослей ($Ч_n$) и численностью потенциальных биолюминесцентоидов из числа динофитовых водорослей $(A+B)_n$ исследованных регионов. Зарегистрирована значительная положительная связь между биолюминесцентным потенциалом фотического слоя пелагиали и численностью реальных биолюминесцентоидов – копепод (0,77), которая существенно снижается уже при добавлении к их числу условно светящихся видов (табл. 42). Для всех остальных выборок и, особенно, для зависимостей «биолюминесцентный потенциал – численность динофитовых водорослей» величина коэффициента корреляции казывается незначительной (табл. 42).

Важной представлялась оценка вклада биомассы сестона, а также численности зоо- и фитопланктонных фракций планктонного сообщества в формирование биолюминесценции тропической Атлантики и Средиземного моря. Чтобы сделать пространственное разрешение биолюминесценции и планктонных проб сравнимым, интенсивность биолюминесценции была усреднена по отдельным слоям (0-10, 10-25, 25-50, 50-75 и 75-100 м). Эти средние и пространственно совместимые данные, содержащие величины биолюминесценции и численности светящихся видов фито- и зоопланктона, были подвергнуты факторному анализу и корреляционному анализу Пирсона. Первые два основных компонента объясняли приблизительно 75 % результирующей дисперсии для данных областей. При этом биомасса сестона и численность светящихся копепод сформировали основную часть первой компоненты интенсивности биолюминесценции в высоко продуктивных водах, в то время как светящиеся *Dynophyta* и виды условно светящихся копепод сформировали основную часть второй компоненты, которая объяснила 37% общей дисперсии.

Таблица 42. Параметры уравнения регрессии и коэффициенты корреляции между интенсивностью биолюминесценции (ИБ) и характеристиками планктонного населения исследуемых регионов Атлантики. Объяснения в тексте.

Параметр	Исследуемая зависимость					
	ИБ – CW	ИБ – $Ч_k$	ИБ – A_k	ИБ – $(A+B)_k$	ИБ – $Ч_n$	ИБ – $(A+B)_n$
a	0,703	1552,40	72,03	533,29	14590,04	379,75
b	0,01	1,64	0,13	0,71	-0,18	0,46
r	0,48	0,43	0,87	0,56	-0,01	0,31

В низкопродуктивном районе (ст. 781) каждая из двух основных компонент объясняла приблизительно равные части общей дисперсии (31 и 34 %). При этом условно светящиеся копеподы участвуют в формировании первой компоненты, в то время как вторая сформирована в основном биомассой сестона.

Таким образом, на основании приведённых материалов можно сделать вывод о значительном, а в некоторых районах Тропической Атлантики определяющем вкладе веслоногих раков в формирование биолюминесцентного потенциала фотического слоя пелагиали. Значительная роль зоопланктона в формировании возбуждённой биолюминесценции отмечена также в других тропических областях, в частности, в Красном море [Рудяков, Воронина, 1967] и Тихом океане [Гительзон и др., 1992]. Это свидетельствует в пользу предлагаемого некоторыми авторами [Banse, 1995; Lenz, 2000] пересмотра устоявшихся представлений о роли зоопланктона в жизни пелагиали и, в частности, в формировании поля биолюминесценции [Токарев, 2006]. Справедливость данного предположения проверена нами в принципиально ином по гидрологическим, гидрохимическим и биологическим характеристикам регионе Атлантики – эпипелагиали южного антициклонального круговорота, чему посвящен следующий раздел настоящей монографии.

4.4.2. Светящиеся Copepoda (Crustacea) и интегральные характеристики планктонных сообществ эпипелагиали южной Атлантики

Выявление характера связи количественного и видового состава светящихся Copepoda с рядом интегральных показателей планктонных сообществ эпипелагиали Атлантического океана провели в Южной Атлантике при изучении экологической системы Южно-Атлантического круговорота. Комплекс работ, включавший гидрологические, гидрохимические, биофизические и гидробиологические исследования до глубины 1000 м, дал возможность оценить характер изменения структуры и элементов функционирования океанической экосистемы от апвеллинга до районов опускания вод.

Интенсивность и кинетика интегрального биолюминесцентного потенциала толщи вод сильно варьирует во времени и пространстве. Это определяется многими факторами – поверхностной освещённостью, сезоном, физическими и биологическими характеристиками водных масс и т.д. Ряд батифотометрических исследований в Саргассовом море и Гольфстриме показали, что максимум стимулируемой биолюминесценции в этих регионах принадлежит преимущественно Invertebrata, в частности ракообразным, аппендикуляриям, радиоляриям [Swift et al., 1985]. В других случаях биолюминесценция определяется динофлагеллятами [Tokarev et al., 1999] или даже бактериями [Lapota et al., 1988]. Очевидно, что гидробиологические характеристики того или иного района океана отражают состав и количественное развитие светящихся организмов. Целью настоящей работы являлось определение характера связи количественного состава светящихся Copepoda с рядом интегральных показателей планктонного сообщества эпипелагиали Южной Атлантики.

Сбор планктона осуществлялся с помощью сети Джеди (диаметр входного отверстия 36 см и фильтрующим конусом из сита N 49) по стандартным

слоям: 0-10, 10-25, 25-50, 50-100, 100-200 и 200-500, а на некоторых станциях – 500-1000 м. Для более полного учета науплиальных стадий копепод и мелких форм зоопланктона одновременно с сетью Джеди пробы отбирали батометром со всех стандартных горизонтов.

Индекс видового разнообразия вычислялся на основе численности видов и возрастных стадий мезозоопланктона. При этом формула информационной функции Шеннона [Shannon, 1948] была приведена к виду, удобному для вычисления и программирования [Скрябин, 1984, 1985]:

$$H' = \frac{N \ln N - \sum N_i \ln N_i}{N \ln 2} \quad (4.10),$$

где: N_i – численность i -вида;
 N – общая численность особей. При этом сохранена размерность величины индекса разнообразия бит•индивидуум⁻²

Из списков видов зоопланктона, отмеченных на отдельных горизонтах, выделяли светящиеся, видовой состав которых для верхнего продуктивного слоя океана достаточно известен [Евстигнеев, Битюков, 1990; Гительзон и др., 1992; Barnes, Case, 1972; Clarke et al., 1962; David, Conover, 1961; Herring, 1978; Giesbrecht, 1895; Lapota, Losee, 1985] с учётом приводимого в данной монографии уточнённого списка. Ряд светящихся видов планктонных организмов, указанных в литературе как «сомнительные», в данной работе не учитывались (табл. 43). К числу анализируемых параметров, характеризующих светящихся Copepoda, принадлежали следующие:

- число видов светящихся копепод;
- численность светящихся копепод (N_1);
- численность всех копепод (N_2);
- доля видов светящихся копепод в общем количестве видов копепод (удельная доля биолюминесцентофитов, равная отношению N_1 к N_2);
- доля биомассы светящихся копепод (B_1) в биомассе всего зоопланктонного сообщества (B_2) (удельная биомасса светящихся копепод, равная отношению B_1 к B_2).

Ранее было показано, что большинство видов светящихся веслоногих раков принадлежит к интерзональной фауне и являются активными мигрантами [Евстигнеев, Битюков, 1990]. Это обусловило проведение дальнейшего анализа по данным станций, выполненных по времени в период квазистационарного положения планктонных мигрантов. Поэтому в работе приводятся результаты сравнительного анализа сборов планктона, выполненных в ночное время (20.00 – 04.00). Сбор планктона осуществлялся в различных по продуктивности и гидрохимическим характеристикам водных массах (рис. 62). В целом максимальные величины биомассы и численности планктонных организмов отмечены близ африканского побережья в зоне подъема вод [Грезе, 1974]. В районе первого полигона (ст. 2159) в ночное время числен-

ность зоопланктона составляла для слоя 0-100 м 4358 экз•м³ при биомассе 94 мг•м³. На втором полигоне (ст. 2163) эти величины соответственно составили 932 экз•м³ и 35 мг•м³. Наконец, к 3 полигону (центр круговорота) численность зоопланктонных организмов снизилась до 279 экз•м³, а биомасса до 16 мг•м³ [Биопродукционная система крупномасштабного океанического круговорота, 1984]. Тенденция снижения количественных показателей к центральной части южноатлантического антициклонального круговорота, в пределах которого выполнены эти исследования, является отражением отмеченной выше пространственно-временной сукцессии в планктонном сообществе по мере «старения» вод [Билева, 1977].

Таблица 43. Список светящихся видов копепод данного региона

Род	Вид
Metridia	Bce
Pleuromamma	Bce
Lucicutia	Bce
Heterorhabdus	Bce
Euaugaptilus	Bce
Gaussia	princeps
Heterostylites	longicornis
Hemirhabdus	grimaldii
H.	latus
Disseta	palumboi
Centraugaptilus	horridus
C.	rattrayi
C.	cucullatus
Haloptilus	longicornis
Heteroptilus	acutitubus
Chiridius	obtusifrons
Centropages	furcatus
C.	memurricchi
Oithona	atlantica
Oncaea	conifera
O.	obscura
O.	venusta
Corycaella	latus
Aegisthus	mucronatus

По числу видов и по суммарной численности копеподы преобладали на всех выполненных станциях [Биопродукционная система крупномасштабного океанического круговорота, 1984]. В особенности это контрастно отражается в численности копепод в кубометре воды, где они составляли до 99% всех организмов планктона. Другие группы зоопланктона (медузы, полихеты, сальпы, ракушковые рачки, амфиподы, эуфаузииды, аппендикулярии), являющиеся потенциальными биолюминесцентами, составляли крайне малую часть. Коэффициент корреляции числа видов копепод и общего числа видов зоопланктона составил 0,92, а по численности – 0,99.

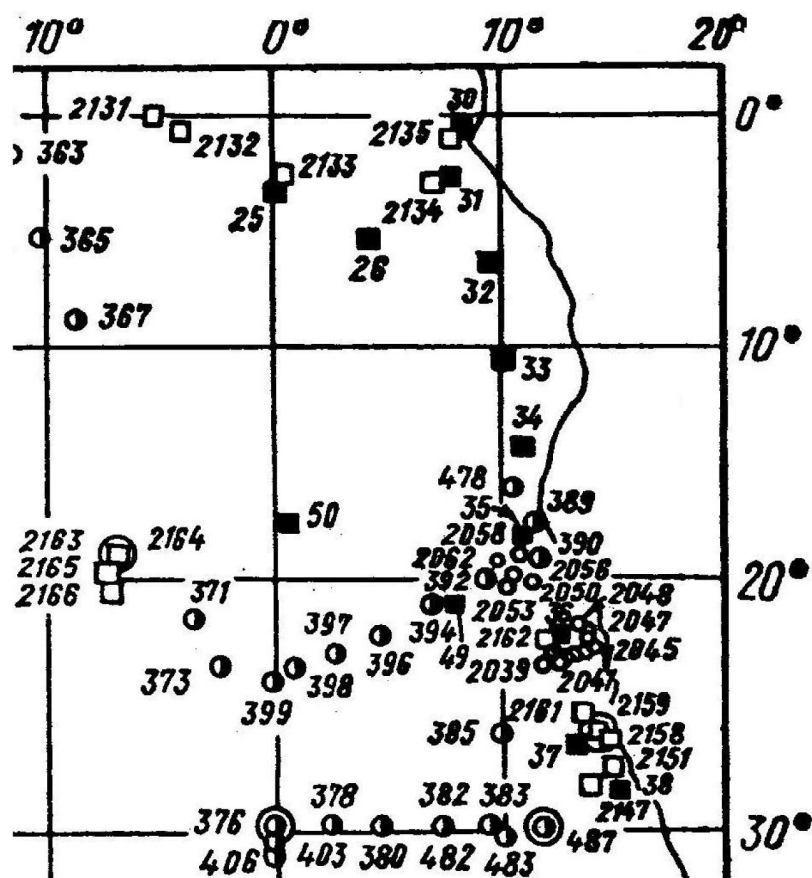


Рис. 62. Схема станций, выполненных в Южной Атлантике у побережья Африки.

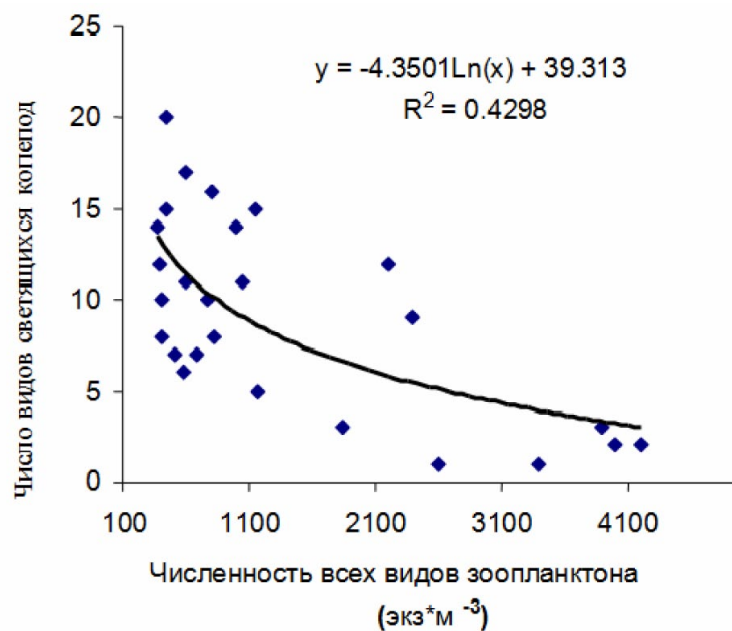


Рис. 63. Зависимость количества видов светящихся копепоид от общего количества их видов.

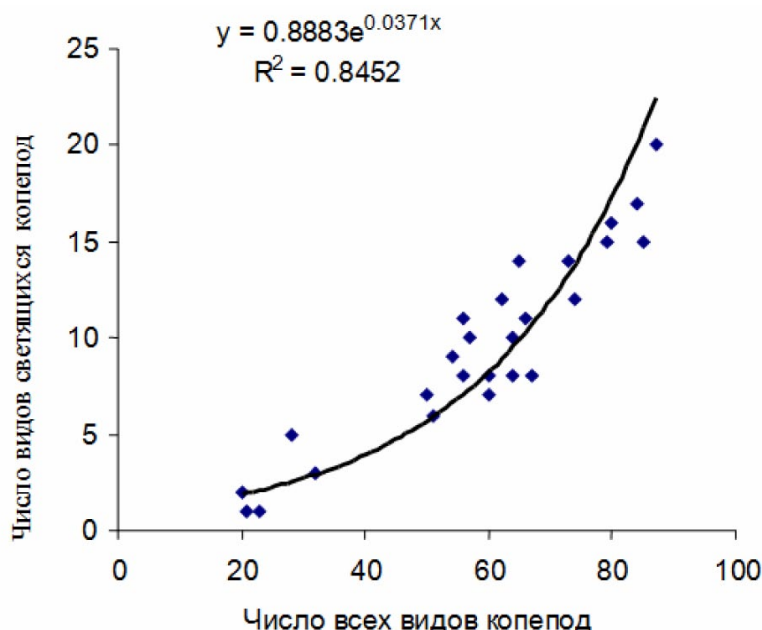


Рис. 64. Зависимость количества видов светящихся копепод от общего количества видов мезозoopланктона

Число светящихся видов копепод связано степенной зависимостью ($r = 0.95$) с общим числом их видов (рис. 63). При этом модель имеет численное выражение: $Y = 4,7X \cdot 1,69$. Так, на ст. 2159 (серии 6 и 9) было обнаружено по 1 светящемуся виду копепод при общем количестве видов копепод здесь 23 и 20 соответственно. На ст. 2172 (серии 5 и 6) обнаружено по 15 светящихся их видов при общем количестве видов копепод 79 и 80 соответственно. Однако с численностью всего мезозoopланктона число светящихся видов связано обратной зависимостью ($r = -0,76$), имеющей экспоненциальный характер (рис. 64). Обе регрессии имеют уровень достоверности $\alpha = 0,001$. В последнем случае при средней численности организмов зоопланктона $15205 \text{ экз} \cdot \text{м}^3$ (ст. 2138) отмечен лишь один светящийся вид копепод – *Metridia lucens*, что характерно для высокопродуктивных зон апвеллингов и фронтальных зон.

Аналогичная обратная зависимость имеет место между численностью светящихся видов *Copepoda* и численностью всех *Copepoda* ($r = -0,71$). В уравнении, описывающем эту зависимость ($Y = e^{(2,65-5,68X)}$), коэффициенты близки к предыдущему, что свидетельствует о доминировании веслоногих раков в планктонном сообществе исследуемых регионов. Отчетливо выраженная ($r = -0,8$) обратная зависимость между числом видов всех копепод и их общей численностью, также имеющая экспоненциальный характер ($Y = e^{(4,36-3,57X)}$), подтверждает отмеченное выше.

С увеличением числа светящихся видов копепод возрастает их доля в планктоне, несмотря на увеличение числа несветящихся видов копепод. Так, на указанных выше станциях (ст. 2159 и 2172) эта доля составляла 0,045 и 0,2 соответственно. Возрастает и доля их биомассы в общей биомассе мезозoopланктона ($r = 0,83$). Например, на станции 2146 при числе светящихся видов

копепод равном 3, их доля в биомассе мезозoopланктона составила 0,015. На станции 2171 при числе светящихся видов копепод равном 7, доля их в биомассе соответствовала 0,172. Уравнение имеет вид: $Y = 3,16X \cdot 0,54$. Однако с общей биомассой планктона имеется лишь незначительная обратная зависимость, что, по-видимому, объясняется эпизодическим искажением средних величин общей биомассы отдельными крупными организмами зоопланктона (амфиподы, эуфаузииды, гидроидные).

Зависимость между числом светящихся видов и индексом видового разнообразия носит степенной характер ($Y = -3,89X \cdot 3,99$) и ее можно считать тривиальной. Между тем число светящихся видов копепод и их численность мало связаны друг с другом ($r = 0,45$). С возрастанием численности светящихся копепод увеличивается и их доля (по численности) в общем количестве зоопланктона и его биомассе ($r = 0,58$). Увеличивается численность светящихся копепод при возрастании видового разнообразия того или иного района океана (рис. 65).

Повышение численности светящихся копепод отражается на их доле в биомассе зоопланктонного сообщества. Основное влияние на рост биомассы здесь оказывают крупные виды светящихся копепод – *Pleuromamma xiphias*, *P. abdominalis*, *Metridia lucens*, *M. longa* и их поздние возрастные стадии. В малопродуктивных районах, к которым относится центр южноатлантического круговорота (ст. 2171, 2172), возрастает доля других групп светящегося зоопланктона [Evstigneev et al., 1994] при доминировании копепод, что отражается в виде незначительной обратной связи ($r = -0,12$) между численностью светящихся копепод и численностью всего зоопланктона. При этом численность светящихся копепод экспоненциально возрастает с повышением индекса видового разнообразия. Анализ изменения удельной доли светящихся видов копепод во всем многовидовом сообществе эпипелагиали показывал, что она

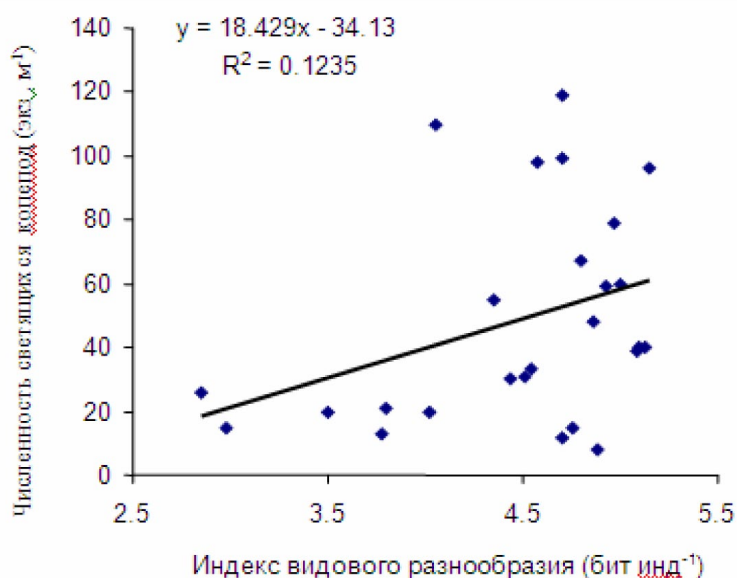


Рис. 65. Зависимость численности светящихся копепод с видовым разнообразием региона.

линейно возрастает с увеличением общего числа видов ($r = 0,81$), однако доля числа светящихся видов линейно снижается по мере возрастания общей численности копепоид.

Отмечено также возрастание удельной доли светящихся видов копепоид и их численности по мере «старения» вод и приближения к зоне конвергенции (даунвеллинг), обедненной биогенами, аналогично описанному выше для тропической зоны северной Атлантики ($r = 0,84$). Удельная доля светящихся видов копепоид и их численности при этом может составлять в подобных зонах более 25% в общем количестве видов и численности зоопланктона.

Удельная доля биомассы светящихся видов копепоид в биомассе планктонного сообщества линейно возрастает с увеличением числа видов копепоид ($r = 0,75$), общего числа видов зоопланктона ($r = 0,72$), а также индекса видового разнообразия ($r = 0,59$). Так, в районах выполненных в олиготрофных водах станций 2163 и 2172 доля биомассы, приходящейся на светящиеся виды копепоид, составляла до 30%. Например, в серии ловов N 8 (ст. 2172) она была 34,2%, в серии N 12 – 32,2%, а в серии N 10 – даже 33,9%.

Наконец, с увеличением численности всего зоопланктона удельная доля биомассы светящихся копепоид уменьшается. Так, на станции N 2159 (серии N 3, 6, 7) удельная доля биомассы светящихся копепоид составила 0,4%; 1,1%; 2,3% соответственно. Линейная модель данной зависимости имеет вид: $Y = 0,26 - 6,15X$.

Число видов копепоид в Центральной и Южной Атлантике по данным планктонологов ИМБИ РАН достигает 416 видов. Сводный список их с учетом литературных данных насчитывает 694 вида [Ковалев, 1991]. Из 86 родов копепоид наибольшим числом видов представлены *Oncaea*, *Calocalanus* (по 30 с лишним видов), *Corycaeus* (22), *Oithona* (19) и т.д. Большинство видов встречаются редко и в единичных экземплярах. Наиболее типичными, встречающимися почти на каждой станции, были *Mecynocera clausi*, *Pleuromamma gracilis*, *Oithona setigera*, *O. similis*, *Microsetella rosea*.

Количество видов светящихся копепоид насчитывает по приведенным нами в данной работе данным 106, а по другим, более ранним, чуть более 90 [Herring, 1977]. Важно отметить, что из 694 видов копепоид лишь небольшая часть была исследована на присутствие биолюминесцентной системы. По числу светящихся видов копепоиды конкурируют лишь с динофитовыми водорослями [Евстигнеев и др., 1993; настоящая монография]. Другие таксономические группы морских планктонных организмов содержат в 2 и более раз меньше биолюминесцентных в своем составе [Евстигнеев, 1990; Herring, 1978].

Истолкование этого факта достаточно затруднительно. Действительно, копепоиды, как указывалось выше, доминирующая группа планктона по численности и числу видов в исследованном районе [Биопродукционная система крупномасштабного океанического круговорота, 1984]. Однако, в наиболее продуктивном районе Бенгельского течения при общей численности мезозоопланктона, достигающей $55000 \text{ экз} \cdot \text{м}^3$, численность и биомасса све-

тящихся видов копепод в процентном отношении минимальны для вод круговорота. С удалением от берега к центру круговорота процент светящихся организмов, в том числе и копепод, существенно возрастает. Меняется и трофическая структура сообщества. Повышается «удельный вес» эврифагии и хищничества [Evstigneev et al., 1994; Piontkovski et al., 2003].

Если трактовать наличие специализированного аппарата биолюминесценции у веслоногих ракообразных как элемент защиты от нападения других организмов, то повышение удельной доли и количества светящихся копепод в водах с преобладанием планктонных хищников становится очевидным. Вероятно, стратегия ослепления врага и его дезориентации в пространстве при этом является выигрышной для ряда видов [Buskey, Swift, 1983, 1985; Buskey et al., 1983, 1997]. Следует учитывать и то, что большинство биолюминесцирующих копепод относятся к мигрирующим организмам, пребывая большую часть суток в слоях с пониженной освещенностью [Евстигнеев, Битюков, 1990].

Таким образом, в результате проведенных исследований удалось уточнить роль светящейся фракции копепод в функционировании планктонных сообществ Атлантического океана. Показано, в частности, что с возрастанием общего числа видов зоопланктона увеличивается и число светящихся видов мезозоопланктона, однако число видов биолюминесцирующих копепод и их численность при этом уменьшается. Число светящихся видов копепод в эпипелагиали и удельная доля их биомассы возрастают с увеличением индекса видового разнообразия и количества хищников. Наконец, светящиеся копеподы оказывают существенное влияние на формирование биолюминесцентного потенциала в районах, характеризующихся средними и ниже средних уровнями биолюминесценции.

ГЛАВА V

ВОЗДЕЙСТВИЕ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ПЛАНКТОННЫХ БИОЛЮМИНЕСЦЕНТОВ И ПАРАМЕТРЫ ИХ СВЕТОИЗЛУЧЕНИЯ

Развитие современной цивилизации характеризуется интенсивным накоплением в водах Мирового океана и воздействием на биоту ряда токсических соединений, а также физических полей техногенной природы. Попадая в морскую воду, большинство загрязняющих веществ создают ситуации локального, регионального либо глобального загрязнения. Характерными чертами их миграции являются не только локальные поступления в среду со сточными водами рудничного, шахтного, металлообрабатывающих и перерабатывающих производств, но и глобальное загрязнение через атмосферу [Метелев и др., 1971].

Выяснение различных аспектов функциональных взаимоотношений гидробионтов с окружающей средой, обеспечивающих их рост, репродукцию, биоразнообразие популяций и распространение в самых разнообразных по экологическим условиям, в частности, антропогенному прессингу районах Мирового океана, является важнейшим направлением современной гидроэкологии. Одним из путей сохранения биоразнообразия служит повышение стойкости вида, что возможно только при исследовании различных аспектов его адаптации к изменению абиотических факторов среды. К сожалению, механизмы и процессы адаптации (биофизические, биохимические, физиологические) большинства видов гидробионтов, в том числе протистов – наиболее многочисленного компонента морской биоты – изучены совершенно недостаточно [Токарев, 2008 а,б].

Понятие адаптации на всех уровнях организации биологических объектов – от клетки до популяции и сообщества – определяется как совокупность разнообразных особенностей их жизнедеятельности, в том числе пространственно-временной организации, которая обеспечивает жизнеспособность и специфический способ существования в определенных условиях окружающей среды. На организм в местах его развития действует комплекс разнообразных факторов, однако его выживание и рост определяются в конкретной экологической нише несколькими критическими факторами, флуктуации которых не превышают диапазон устойчивости (толерантности) для выживания организмов на любой стадии онтогенеза [Кордюм, Сытник, 2003].

Большинство катионов металлов являются высокотоксичными и долгоживущими компонентами, вызывающими у живых организмов токсические эффекты различного характера, обратимость которых невелика. В некоторых случаях при комплексном загрязнении среды происходит синергическое действие тяжелых металлов на популяции фитопланктона и зоопланктона. Существует мнение, основанное на экспериментальных данных, о значительной степени опасности большинства из них для морских биоценозов уже при нынешних темпах поступления их в океан [Патин, 1977, 1979, 2001].

5.1. Резистентность к ионизирующему излучению одноклеточного планктона при различных характеристиках среды

Опасность загрязнения Мирового океана продуктами ядерных испытаний и отходами атомной промышленности [Гульков и др., 1984], проблемы захоронения радиоактивных отходов [Парчевская, 1984], разработка обоснованных пределов оправданного риска при работах с различными видами ионизирующих излучений [Поликарпов, 1984] требуют изучения радиочувствительности морских организмов различного филогенетического уровня. Значительная роль при этом отводится изучению влияния ионизирующих излучений на планктонные одноклеточные организмы – одной из наиболее резистентных групп обитателей моря [Tokarev, 1975].

В основе поражения живых организмов ионизирующими излучениями, независимо от их систематической принадлежности, лежит реакция клеток на действие радиации [Гродзинский и др., 1984]. Формирование этой реакции отражает кинетические закономерности последовательности процессов, возникающих в клетке от момента поражения различных клеточных структур до её гибели или репарации. Поэтому изучение влияния ионизирующих излучений на одноклеточные планктонные организмы актуально для понимания общего механизма воздействия радиоактивности на живую материальную субстанцию.

Известно, что самым очевидным доказательством наличия биологического действия любого фактора является летальный исход [Холодов, 1971]. Однако, литературных источников, в которых приводились бы дозы γ -излучения, летальные для планктонных организмов, сравнительно мало. В связи с этим, поскольку в отличие от альфа-, бета- и нейтронного излучения рентгеновские и γ -лучи тождественны по своей природе и воздействию на живые организмы [Поликарпов, 1960], в обзоре приводятся результаты экспериментов и с рентгеновским излучением.

Результаты, приводимые разными авторами, трудносопоставимы. Непостоянство биологического материала, различие методик проведения экспериментов и физико-химических условий лучевого воздействия приводят к противоречивым результатам у различных авторов. Так, Бонэм с соавторами [Bonham et al., 1947], изучая действие рентгеновских лучей на морские планктонные организмы, обнаружил, что диапазон летальных доз для них

колеблется от 180 Гр у *Dunaliella salina* до 250 Гр у бурых *Mastigophora* и составляет более 1000 Гр у зеленой пресноводной водоросли *Chlorella*. По его же данным гибель 50% начального количества организмов облученной культуры *Chlorella* через 30 дней после облучения наступала при дозе 100 Гр [Bonham, Palumbo, 1951].

В монографии С.А. Никитина [1958] описана невосприимчивость сине-зеленой водоросли *Oscillaria limosa* к действию доз ионизирующей радиации от 20 до 80 Гр, в то время как у зеленой водоросли *Cladophora glomerata* такая величина облучения становилась причиной угнетения роста и приводила к медленному отмиранию. Дозы порядка 80 Гр вызывали задержку роста и гибель нитчатой водоросли *Conversa spirogira*.

В работе Р.И. Разюлите с соавторами [1971], изучавших развитие планктонных организмов в синтетической среде под действием гамма-облучения, говорится, что при дозах 200 Гр выживали лишь отдельные представители зоопланктона. В то же время бактерио- и фитопланктон оказались радиостойкими даже при дозе в 40 килогрей.

Крайне противоречивы литературные данные о радиорезистентности *Chlorella*. Так, в работах ряда отечественных авторов [Шабанова, 1972; Шевченко, 1965; Захаров, Тугаринов, 1964] приводятся данные о том, что величина ЛД₅₀ для различных видов этой водоросли лежит в пределах от 50 до 150 Гр. При этом, уже доза в 640 Гр приводила к гибели 99,8% облученных клеток [Захаров, Тугаринов, 1964]. С другой стороны, в работах ряда зарубежных исследователей [Posner, Sparrow, 1964; Posner 1965; Kössler, 1965] показано, что обладая высокой радиорезистентностью к действию радиации в дозах до 9600 Гр при больших мощностях излучения (до 10 Гр·мин⁻¹), культура *Chlorella* проявляет повышенную чувствительность к хроническому облучению (0,4 Гр·час⁻¹) в дозах около 50 Гр. При этом, наблюдаемые эффекты были характерны как для скорости роста культуры, так и для изменения интенсивности ее дыхания и фотосинтеза. Годвард [Godward, 1960], изучавший воздействие радиации на водоросли, наблюдал восстановление популяции *Chlorella* после двукратного воздействия дозой 10000 Гр. По его же данным ЛД₅₀ для морской водоросли *Prorocentrum micans* составляет около 200 Гр.

М.Г. Голубкова и Д.М. Гродзинский [1972], изучая действие γ-облучения на популяцию сине-зеленой водоросли *Plectonemta boryanum*, пришли к выводу, что её резистентность значительно превышает радиорезистентность *Chlorella*. В этой работе приводятся данные о восстановлении культуры *Plectonemta boryanum* при воздействии дозы в 5000 Гр.

Г.Е. Лазоренко с соавторами [Лазоренко, Ланская, 1979; Лазоренко и др., 1984] приводит величины ЛД₅₀ для некоторых видов черноморских планктонных водорослей. Так, для *Prorocentrum micans* ЛД₅₀ оказалась равной 17 Гр, а для *Dityllum brightwellii* – 84 Гр. При этом, во всех экспериментах с культурами водорослей этими авторами показан «эффект плотности» облучаемой популяции и возраста используемой в опытах культуры на её радиочувствительность.

Столь же противоречива литература о воздействии на характеристики жизнедеятельности планктеров доз ионизирующих излучений, заведомо меньше летальных. Так, в упоминавшейся работе Е.А. Шабановой указаны дозы 4,5 и 7,5 Гр, приводившие к стимуляции (увеличению количества видимых мутаций) *Chlorella*. В работе Э.А. Гилевой с соавторами [1965] показано, что дозы 5 и 10 Гр при однократном воздействии оказывают на *Chlorella* стимулирующее действие. Здесь же указано, что доза 250 Гр оказалась летальной для этой водоросли.

С другой стороны Ю.И. Онанко [1973], изучавший радиорезистентность двух отрядов планктонных ракообразных, привёл данные о том, что уже доза 2 Гр снижает в 4 раза количество приплода у *Cyclops*. Такое же по кратности уменьшение приплода зарегистрировано у вида *Moina brahita* только при дозе 120 Гр, причем продолжительность жизни облученных организмов отличается от контроля только в 2 раза. Для некоторых видов кладоцер облучение дозой 20 Гр стимулировало интенсивность размножения.

В работах с рачком *Artemia salina* некоторыми авторами [Ивановский, 1980 в; Радченко, 1982, 1984; Федорик, 1983; Engel, Davis, 1976] приводятся результаты экспериментов, показывающие, что облучение дозами до 5 Гр при различных условиях культивирования (в зависимости от сочетания солёности и температуры) стимулирует его рост и способствует повышению выживаемости. Облучение яиц артемии в дозах до 20 Гр приводит к аналогичным результатам [Ивановский, 1980 а].

Наконец, в наших работах [Токарев, 1976, 1979, 1990] приведены летальные для ночесветки дозы γ -облучения 1360 и 2710 Гр, при воздействии которых она погибала вскоре после облучения.

Как следует из приведённого обзора литературного материала, наиболее распространенными параметрами оценки влияния ионизирующих излучений на организмы являются их выживаемость за определенный промежуток времени, а также изменение физиологических, генетических, морфологических, химических характеристик. Поскольку изучение генетических, биохимических и химических изменений в клетках при радиационном воздействии требует сравнительно сложных исследований, наиболее распространенными радиобиологическими тестами до сих пор остаются [Даренская и др., 1969; Радченко, 1982; Лазаренко и др., 1984; Торосян и др., 1989; Холин, 1968] выживаемость за определённый промежуток времени, морфометрические и весовые характеристики облученных организмов.

Известно, что радиорезистентность биологических объектов зависит не только от их вида, но и условий радиационной и пост радиационной обработки [Календо, 1975, 1982]. При этом, некоторые факторы могут как ослаблять, так и усиливать действие ионизирующего излучения [Токарев, 1990; Токарев, 2000; Шубин и др., 1985]. В частности, обнаружено существенное влияние на пострadiационные явления температуры [Зарубин, Тришин, 2001; Кузин, 1977], солёности воды [Радченко, 1984] стадии клеточного цикла [Манцыгин и др., 1981; Степанян и др., 1984], кислородного режима [Dewey, 1959, 1969] и т.д.

Анализ литературных данных показал, что изменение радиочувствительности биологических объектов при воздействии температуры не однозначно. Некоторые авторы отмечают усиление инактивирующего воздействия радиации при повышении температуры во время и после облучения [Эйдус, 1972; Комаров, Петин, 1985] или при понижении её [Кондрашова и др., 1989]. Другие описывают «парадоксальный» эффект определенного диапазона температур на радиорезистентность клеток, который заключается в том, что повреждение клеточных структур в области средних температур значительно ниже, чем в области низких или высоких температур [Календо, 1982]. Наконец, третьи отмечают наблюдаемое в некоторых случаях защитное влияние повышенных температур при облучении. Так, в опытах по однократному и фракционированному облучению дозой 600 Гр взрослых самцов *Drosophylla* наблюдали 14% повышение выживаемости облученных организмов при увеличении температуры до 25°C, что связывалось с увеличением интенсивности метаболических процессов репарации при увеличении температуры [Webb et al., 1975].

Отмеченная противоречивость литературных данных, а также полное отсутствие таковых о комбинированном воздействии ионизирующей радиации и температуры на ночесветку разных размеров (возраста, массы) потребовало проведения специальных экспериментов. В соответствии с методическими основами подобных исследований [Катульский, 1990] необходимо было оценить степень влияния каждого фактора, характер их совместного действия и представить математическую модель, достаточно хорошо аппроксимирующую наблюдаемые биологические эффекты.

В данном случае исследовали влияние на выживаемость ночесветки 3-х градаций следующих факторов: ионизирующего излучения (0; 125 и 250 Гр), температуры (5°C, 15°C и 25°C) и размера клетки (0,3; 0,5 и 0,7 мм). Выбор 3-х градаций температурного диапазона определялся проведенными выше результатами экспериментов и состоял из заведомо экстремальных для ночесветки в Чёрном море температур (5°C и 25°C) и ее температурным оптимумом (15°C). Уровень доз гамма-облучения, подавлявших выживаемость ночесветки, выбран из опыта предыдущих работ [Токарев, 1976, 1979, 1990, 2000; Токарев и др., 1982]. Облучение проводили в облучателе «Исследователь» с мощностью дозы 0,04 Гр•с⁻¹.

Счет организмов проводили через 2, 8, 14, 22 и 30 суток после облучения. При этом, помещенная в термостаты с температурой 5°C и 25°C ночесветка содержалась ежесуточно в течение 18 часов в полной темноте, а экземпляры, выдерживавшиеся при температуре 15°C, – в условиях естественного освещения. В связи с отмечаемыми рядом исследователей сезонными биоритмами радиационной чувствительности биологических объектов [Григорьев, 1982; Турдыев и др., 1985], эксперименты проводили в течение одного сезона (зима). Известно, что одну и ту же кривую доза-эффект влияния ионизирующей радиации на выживаемость биологических объектов можно описать совершенно различными, иногда альтернативными моделями [Рубанович, 1978; Обатуров, 1987]. В данном случае решено было остановиться на моделях, вытекающих

из теории мишени, до сих пор остающейся основой радиобиологии [Коггл, 1986; Красавин, Козубек, 1988]. Согласно этой теории кривая выживаемости клеток в первом приближении может быть описана уравнением:

$$N = N_0 e^{-\beta D} \quad (5.1),$$

где: N – число клеток, оставшихся после облучения;
 N_0 – начальное число организмов;
 D – доза ионизирующего излучения;
 β – коэффициент, зависящий от вида и мощности излучения, а также от характеристик облучаемого объекта.

Поскольку наложение на этот процесс температурного фактора и фазы клеточного роста может привести в каждый момент времени к положительному и отрицательному синергическому эффекту [Шубин и др., 1985], анализу подвергалась следующая модель совокупного влияния вышеназванных факторов на выживаемость ночесветки:

$$N_t = N_0 e^{(A_1, A_2, A_3, A_4)} \quad (5.2),$$

где: N_t – число организмов ночесветки, доживших до времени t ;
 A_1 – температура ($^{\circ}\text{C}$);
 A_2 – диаметр клетки в момент облучения (мм);
 A_3 – время, прошедшее после облучения (сутки);
 A_4 – доза гамма-облучения (Гр).

После логарифмирования выражения (2), для выявления взаимосвязей выживаемости ноктилюки с различными воздействующими факторами был применен метод множественной линейной регрессии, в частности, программа P2R пакета BMDP, разработанного специалистами Калифорнийского университета [Афифи, Эйзен, 1982]. Суть этого метода состоит в том, что связь зависимой переменной (в нашем случае выживаемости) с несколькими независимыми переменными (воздействующими факторами) рассматривается в виде уравнения линейной регрессии:

$$Y = Y_0 + B_1 X_1 + B_2 X_2 + \dots + B_p X_p \quad (5.3),$$

где: Y – зависимая переменная;
 Y_0 – свободный член;
 X_1, \dots, X_p – независимые переменные;
 B_1, \dots, B_p – коэффициенты регрессии.

Для каждой независимой переменной были вычислены коэффициенты регрессии, значения F – критерия для включения и исключения переменных

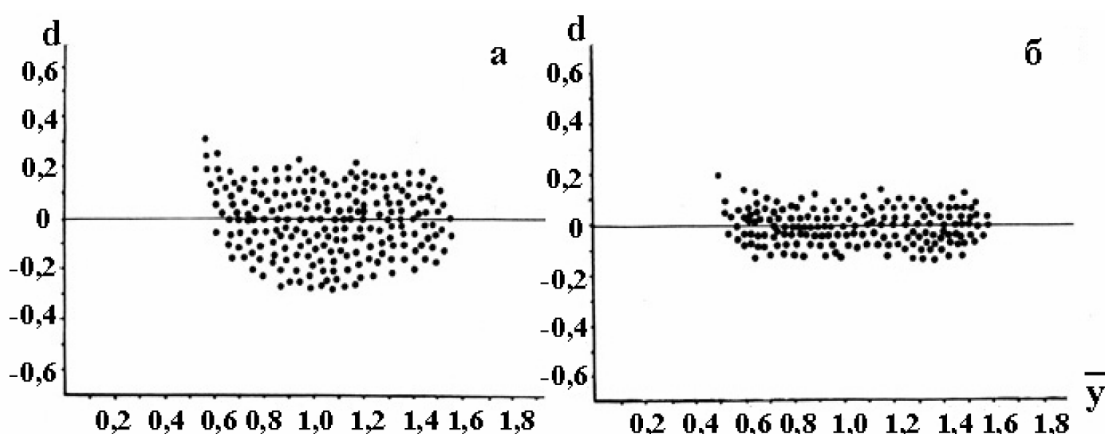


Рис. 66. Графики «остатков» моделей радиорезистентности ночесветки в онтогенезе: «а» – модели, описанной уравнением (2); «б» – модели, описанной уравнением (5).

на каждом шаге преобразований, коэффициенты частной корреляции с зависимой переменной. Были построены графики остатков предсказанных значений зависимой переменной.

В результате выяснилось, что по силе влияния на выживаемость ночесветки воздействующие факторы следует расположить в следующей последовательности: доза гамма-облучения и развитие радиационного поражения во времени, температура в опыте и размер клетки (табл. 44). Однако, недостаточная величина квадрата коэффициента множественной корреляции, показывающая долю дисперсии зависимой переменной, объясненную регрессионной зависимостью с использованными параметрами, и значительный разброс величин остатков (рис. 66 «а») свидетельствуют о влиянии на зависимую переменную иных, неучтенных в формуле (2) факторов [Афифи, Эйзен, 1982]. Такими дополнительными переменными, очевидно, являются взаимодействия исследуемых факторов, наложение которых на общую картину радиационного поражения приводит к сложному и противоречивому развитию этих процессов [Эйдус, Корыстов, 1984].

Таблица 44. Коэффициенты множественной (R), частной (r) корреляции и коэффициенты регрессии (b) параметров уравнения (2).

Шаг	A1		A2		A3		A4		Y_0	R	R^2
	r	b	r	b	r	b	r	b			
0	0,14	0,003	0,15	0,17	-0,45	-0,01	-0,66	-0,01	1,18	0	0
1	0,18	0,003	0,20	0,17	-0,60	-0,01	-0,66	-0,01	1,33	0,66	0,44
2	0,23	0,003	0,26	0,18	-0,60	-0,01	-0,74	-0,01	1,46	0,80	0,64
3	0,24	0,003	0,26	0,18	-0,61	-0,01	-0,75	-0,01	1,37	0,82	0,66
4	0,24	0,003	0,27	0,18	-0,62	-0,01	-0,76	-0,01	1,33	0,83	0,68

Учитывая это, уравнение (2) было трансформировано следующим образом:

$$N_t = N_0 e^{(A1; A2; A3; A4; A1A2; A1A3; \dots; A1A2A3A4)} \quad (5.4).$$

Регрессионный анализ полученного соотношения, аналогичный проведенному для уравнения (2) по программе P2R, показал, что наибольшим влиянием на выживаемость ночесветки обладает по-прежнему доза ионизирующей радиации и различные варианты ее взаимодействия с другими факторами (табл. 45). При этом, наивысший коэффициент частной корреляции зарегистрирован для доза-временных взаимодействий (-0,82), а взаимодействие дозы с температурой и размером ночесветки вносит в остаточную дисперсию выживаемости практически одинаковый вклад.

Таблица 45. Частные коэффициенты корреляции (r) факторов с зависимой переменной уравнения (4) и их коэффициенты линейной регрессии нулевого шага.

№ пп	Фактор	r	F-уровень	Коэффициент регрессии
1	A1	0,14	10,2	0,0031
2	A2	0,15	13,1	0,1750
3	A3	-0,45	136,4	-0,0084
4	A4	-0,66	418,5	-0,0012
5	A1A2	0,18	18,3	0,0068
6	A1A3	0,22	26,7	0,00
7	A1A4	-0,47	148,7	-0,0001
8	A2A3	-0,30	54,5	-0,0097
9	A2A4	-0,49	169,9	-0,0016
10	A3A4	-0,82	1129,5	-0,0001
11	A1A2A3	-0,14	11,3	-0,0002
12	A1A2A4	-0,35	76,3	-0,0001
13	A1A3A4	-0,62	331,4	-0,00
14	A2A3A4	-0,66	405,6	-0,0001
15	A1A2A3A4	-0,49	172,4	-0,00

После первых 10 шагов включения и исключения переменных с максимальными и минимальными уровнями F-критерия, выяснилось что для удовлетворительного описания экспериментальных данных достаточно провести 6 шагов преобразований уравнения (4). Действительно, включение в это уравнение только 6 переменных, из которых 5 являются взаимодействиями 4-х основных воздействующих факторов в разных сочетаниях, объясняет уже 80% всей дисперсии выживаемости ночесветки (табл. 46) из 81%, объясняемой включением в уравнение (4) всех 15 переменных. Иными словами, комбинированное влияние ионизирующей радиации и температуры на ночесветку разного размера в любой момент времени после облучения может быть достаточно точно описано уравнением:

$$\ln N_t = \ln N_0 + (A1+A1A4+A3A4+A1A3A4+A2A3A4+A2A3) \quad (5.5).$$

О существенно большей адекватности предлагаемой модели воздействия γ -облучения на ночесветку разных размеров при различной температуре в опыте в сравнении с моделью, описанной уравнением (2), говорит и

тот факт, что график остатков этой модели имеет значительно более узкий сектор разброса (рис. 66 «б»). Таким образом, влияние ионизирующей радиации, оставаясь определяющим в выбранном диапазоне доз γ -облучения, может существенно усиливаться или ослабляться в зависимости от температуры в опыте, размера клеток и времени после облучения.

Несмотря на вполне удовлетворительную для биологических опытов точность описания экспериментальных данных с помощью уравнения (5), около 20 % дисперсии выживаемости ночесветки должны быть отнесены за счет влияния неучтенных в настоящих экспериментах факторов.

К таковым, видимо, в первую очередь относится режим освещенности облученных организмов. В пользу такого предположения говорят результаты исследований, показавших существенное влияние характеристик светового воздействия на развитие и эффективность облучения биологических объектов [Кузин, Вагабова, 1978; Мисоноу, Минеева, 1989; Усольцев, 1985].

Таблица 46. Величина множественного коэффициента корреляции (R), его квадрата (R^2) и свободного члена (Y_0) уравнения (4) первых 6 шагов преобразований.

Параметр	Порядковый номер шага					
	1	2	3	4	5	6
R	0,84	0,86	0,87	0,88	0,89	0,895
R^2	0,71	0,74	0,76	0,78	0,79	0,80
Y_0	1,31	1,31	1,27	1,25	1,27	1,30

Поскольку статистические методы, достаточно адекватно отражая силу и направленность связи между параметрами, недостаточно точно описывают сложную форму адаптационного синдрома [Токарев, 2008 б], целесообразно провести анализ графических зависимостей выживаемости ночесветки разного размера при воздействии на нее определенных доз γ -облучения за 30 суточный интервал времени при различной температуре.

На рисунке 67 представлены кривые этих зависимостей при 9 различных сочетаниях диаметра клетки и температуры в опыте. При этом, на рисунке с индексами «а», «а1» и «а2» нанесены графики выживаемости ночесветки с диаметром клетки 0,3 мм; на рисунках с индексами «в», «в1» и «в2» – таковые для организмов с диаметром 0,5 мм и на рисунках с индексом «с», «с1» и «с2» – графики выживаемости ночесветки размером 0,7 мм. Эксперименты, результаты которых представлены в центральной части рисунка 67 (а1, в1 и с1), выполнены при температуре 15 °С, в левой части – при 5 °С и в правой – при 25 °С.

Как следует из рисунка 67, облучение ночесветки любого размера в примененных дозах γ -облучения вызывает уменьшение её выживаемости, причем с увеличением дозы эта зависимость увеличивается. Вместе с тем, облучение хуже переносят мелкие и крупные клетки, а наиболее радиорезистентными оказываются клетки с диаметром 0,5 мм. В литературном материале до сих пор нет полной ясности в вопросе радиочувствительности

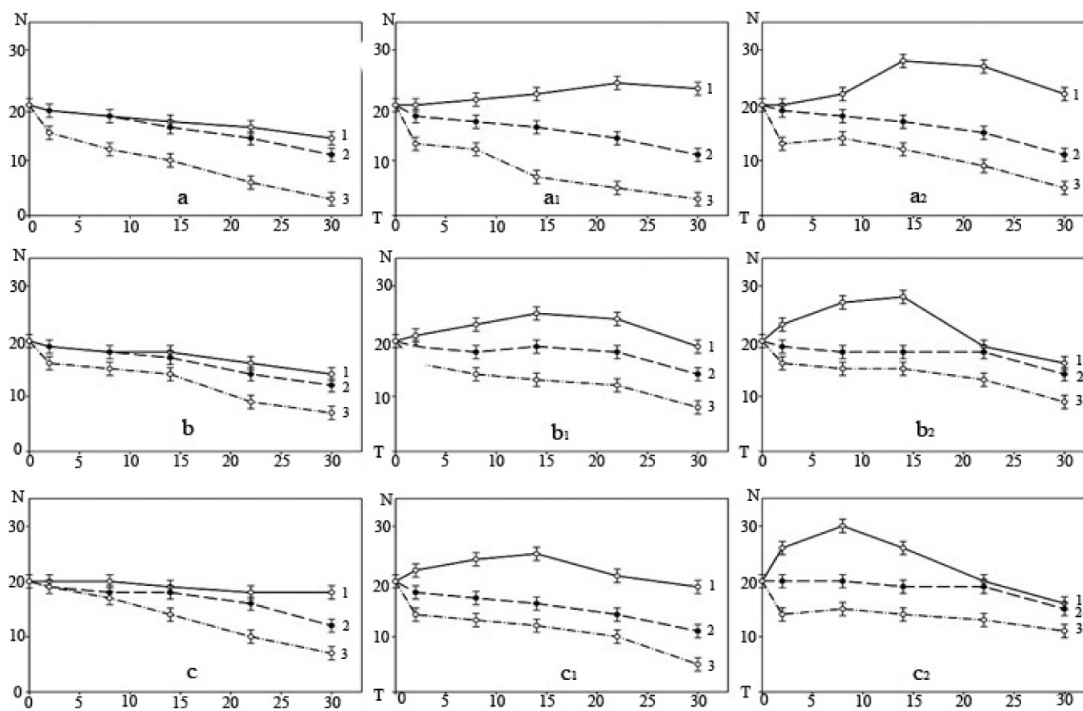


Рис. 67. Комбинированное влияние температуры и γ -облучения в дозах 0 Гр (кривые 1), 125 Гр (кривые 2) и 250 Гр (кривые 3) на выживаемость ночесветки с различным диаметром клетки.

отдельных стадий клеточного цикла. Так, несмотря на разделяемый большинством специалистов вывод о наибольшей радиочувствительности клетки в S-стадии, некоторые исследователи зарегистрировали подобные эффекты при облучении клеток в G_1 -стадии [Манцыгин и др., 1981; Рогатых, 1970]. Кроме того, есть данные о том, что резистентность клеток при облучении возрастает до середины S-стадии, а затем снижается [Ohara, Terasima, 1969]. По нашим данным, наиболее чувствительными к радиационному поражению оказываются ранние и поздние стадии развития клетки.

Что касается последнего, то это легко объяснимо. Действительно, защитные и репарационные системы клетки, индуцируемые повреждениями или прямой реакцией на стресс и энергетический метаболизм, активируются для ограничения повреждений. По мере развития организма накопленные повреждения вызывают снижение уровня активности, дезорганизацию сети защитных систем, уменьшение интенсивности энергетического метаболизма (его стресс-индуцибельности), что является необходимым условием эффективного ответа клеток на стресс [Кордюм, Сытник, 2003].

Важно отметить, что экстремальное уменьшение температуры в опыте, равно как и значительное увеличение ее сверх оптимальной для ночесветки, приводит к возрастанию резистентности к облучению всех размерных групп ночесветки. Объяснение этому необходимо, видимо, искать в процессах клеточной авторегуляции. Действительно, как показано В.Я. Александровым [1965], повреждение клетки оказывается менее выраженным, если повреж-

дающий агент действует на фоне слабой концентрации другого агента, способного стимулировать в клетке развитие защитной реакции. В частности, состояние повышенной устойчивости клеток к воздействию повреждающих агентов может быть вызвано их холодной или тепловой закалкой. На наш взгляд именно это обстоятельство – длительное содержание облученных организмов при пониженных и повышенных для них температурах (холодовая и тепловая закалка) – способствует повышению их резистентности в сравнении с облученной ночесветкой, содержащейся при оптимальной для нее температуре. Это согласуется с данными В.Г. Цыцугиной [1988, 2004], показавшей на примере некоторых видов черноморских ракообразных, что экстремальные факторы среды антропогенной природы (в том числе температурные) могут существенно модифицировать их радиорезистентность.

Таким образом, характер адаптационного синдрома при воздействии ионизирующих излучений на биологические объекты определяется не только дозой радиации, но и условиями эксперимента, которые могут приводить в каждый отрезок времени как к увеличению такого воздействия, так и к его уменьшению.

5.2. Исследование адаптации планктонных биолюминесцентков к воздействию гамма-облучения по параметрам их светоизлучения

В связи с резко возросшей техногенной радиоактивностью океанских вод [Громов и др., 1985], перспективами ее дальнейшего увеличения с развитием атомной энергетики [Поликарпов, Егоров, 1986; Поньрин, Сидоренко, 1985] и возможными катастрофическими последствиями для морских экосистем [Виленик, 1985; Шлыгин и др., 1985; Вениаминов и др., 2012], особое значение приобретает прогноз последствий радиоактивного загрязнения шельфовых зон Мирового океана, важность которых для дальнейшего развития человечества трудно переоценить [Катков, 1985].

Современные методы биомониторинга, позволяющие прогнозировать возможную реакцию экосистем на изменение параметров среды обитания по интенсивности и качеству реакции их отдельных представителей, находят все большее распространение [Карнаухов и др., 1982; Пшеницына, 1986]. Вместе с тем, биологический анализ, составляющий основу биомониторинга, остается пока недостаточно адекватным современным проблемам охраны окружающей среды и нуждается в поиске новых методов оценки воздействия различных факторов антропогенного характера [Карнаухов и др., 1982; Егоров и др., 1992; Токарев, 2006].

Одним из таких методов, в частности, является изучение влияния физических и химических полей техногенного происхождения на состояние внутриклеточных систем энергоснабжения. Это объясняется тем, что развитие процесса адаптации, его характер и адекватность силе воздействующего на организм экстремального фактора определяется прежде всего энергетическими потребностями организма [Шмидт–Нильсен, 1982;

Конькова и др., 1987]. Можно предполагать, что состояние систем энергообеспечения клетки будет служить индикатором определенных стадий «отслеживания» организмом радиационного загрязнения окружающей среды.

Из всего многообразия пострадиационных реакций клетки наибольший интерес, очевидно, представляют те, которые проявляются в течение минут – десятков минут после облучения и определяются объективными (инструментальными) методами регистрации наблюдаемых эффектов. В нашей работе в качестве источника такой информации рассматривали характеристики светоизлучения ночесветки – *Noctiluca scintillans* [Токарев, 1984; Токарев, 1990]. Учитывая связь биоэнергетики светящихся организмов с их биолюминесценцией [Журавлев, 1965 б; Чумакова, 1969], а также приуроченность массового развития ночесветки к шельфовым зонам Мирового океана [Битюков, 1969; Токарев, Битюков, 1975], подобные исследования представляются актуальными.

Наконец, по нашим данным [Токарев 1976, 1979], воздействие γ -облучения в дозах от 1,7 до 54 Гр на ночесветку приводило к стимуляции её свечения. Вместе с тем, было обнаружено, что пострадиационная стимуляция биолюминесценции ночесветки не носит постоянного характера и заканчивается через промежуток времени, определяемый величиной дозы облучения. Была найдена «критическая» для этого организма доза γ -облучения, равная 500 Гр, после облучения которой его биолюминесценция не восстанавливалась до нормального уровня [Токарев и др., 1982]. Кроме того, было обнаружено, что результат воздействия γ -облучения на биолюминесценцию ночесветки зависит от ее физиологического состояния [Токарев, 1984], является сложной функцией времени [Токарев, 1984; 1987; 1990] и т. д.

Таким образом, несмотря на различие применяемых методик и существенный разброс результатов, полученных на разных биологических объектах различными авторами, приведенный литературный материал позволяет считать закономерным вывод о том, что интенсивность биолюминесценции может считать критерием состояния и степени поражения отдельных структур и функций клетки при действии ионизирующих излучений [Журавлев, 1965 б].

В связи с этим, одной из основных задач наших исследований являлось изучение характеристик биолюминесценции как функции степени повреждения ночесветки при воздействии на нее γ -излучения. Представлялось важным, изучив кривые доза-эффект воздействия γ -облучения на характеристики биолюминесценции, во-первых, исследовать возможность применения параметров светоизлучения как нового теста радиорезистентности планктонных биолюминесцентных в сравнении с общепринятыми радиобиологическими критериями и, во-вторых, оценить вероятность использования *Noctiluca scintillans* в качестве тест-организма радиобиомониторинга шельфовых зон Мирового океана.

Основной упор при экспериментах по изучению воздействия ионизирующего излучения на характеристики биолюминесценции ночесветки сде-

лан на анализ ее светоизлучательных возможностей при электрической стимуляции.

В серии экспериментов использовали индивидуальное высвечивание ночесветки, облученной в дозе 0,1; 1,0; 10,0; 100,0; 500,0 и 1000,0 Гр. При этом, дозы от 0,1 до 10,0 Гр сообщались с мощностью 0,04 Гр·с⁻¹. Облучение в дозе 100,0 и 1000,0 Гр проводилось при мощности 0,67 Гр·с⁻¹, а в дозе 500,0 Гр – с обеими мощностями. Все эксперименты проведены в один сезон (весна) на организмах размером 0,5.

Статистической обработке подвергали следующие параметры светоизлучения ночесветки: амплитуду вспышки (A), длительность импульса свечения на уровне 0,5 амплитуды ($I_{0,5}$) и отношение светового потока биолюминесцентной вспышки, прошедшего через интерференционный светофильтр с длиной волны 487 нм, к интегральному светоизлучению организма (Θ). Известно [Nicol, 1958 a], что спектр биолюминесценции ночесветки сплошной, находится в видимой области спектра с максимумом в области 480 ± 5 нм. Изучение параметра Θ способствовало выявлению смещения максимума спектра свечения ночесветки при действии гамма-излучения в случае изменения химизма протекающих при светоизлучении реакций. Кроме того, изучение изменения этого параметра во времени, в сравнении с другими биофизическими и физиологическими характеристиками, важно для суждения о степени чувствительности к поражению ионизирующими излучениями важнейших структур клетки – биомембран и компонентов химической реакции свечения ночесветки.

Сравнение характеристик биолюминесценции облученных и контрольных организмов проводилось сразу после облучения, затем через 2, 4, 24 и 48 ч после радиационного воздействия. В таблицах 47 и 48 приведены результаты экспериментов по влиянию γ -облучения на амплитудные, временные и спектральные характеристики светоизлучения ночесветки. При этом в таблице 47 сведены данные по влиянию малых доз гамма-облучения на биолюминесценцию ночесветки, а в таблице 4,9 – средних и больших.

Выяснилось, что в течение первого часа после воздействия радиации наиболее значительно с ростом дозы облучения меняется амплитуда вспышки, а наименее – параметр Θ . Так, отношение амплитуды свечения облученной популяции ночесветки к амплитуде контроля изменяется непосредственно после облучения от 121,0% при дозе 0,1 Гр (табл. 47) до 46,9% при дозе 1000,0 Гр (табл. 48).

В то же время соотношение Θ при этих дозах изменяется от 105,8% до 115,0% (табл. 47 и 48). Промежуточное положение между этими параметрами занимает длительность биолюминесцентных вспышек, которая меняется от 77,3% при дозе 0,1 Гр до 104,7% при дозе 1000,0 Гр на протяжении первого часа после облучения. Наличие заметных изменений биофизических характеристик светоизлучения ночесветки уже на первом часу после облучения свидетельствует о коротком латентном периоде отклика её биолюминесцентной системы на радиационное поражение.

Таблица 47. Влияние малых доз γ -облучения на амплитудные, временные и спектральные характеристики биолюминесценции ночесветки.

Доза (Гр)	Время (ч)	Отношение средних (%)			Отношение дисперсий			Значимость различий		
		A	$l_{0.5}$	Θ	A	$l_{0.5}$	Θ	A	$l_{0.5}$	Θ
0,1	0	121,0	77,3	105,8	2,4	1,0	1,2	+	+	-
	2	101,5	83,0	95,6	2,2	1,1	1,1	+	-	-
	4	78,0	120,6	71,6	1,8	1,6	1,4	+	+	-
	24	97,6	80,3	135,7	1,2	1,0	1,9	-	-	+
	48	117,4	118,4	93,3	1,1	1,1	1,2	-	-	-
1,0	0	108,6	78,9	88,6	1,2	1,3	1,1	-	+	-
	2	97,8	106,6	95,5	1,1	1,0	1,7	-	-	+
	4	89,6	131,5	96,4	1,8	1,2	1,7	+	+	+
	24	101,8	103,1	114,9	1,9	1,1	1,7	+	-	+
	48	104,6	103,6	83,5	1,1	1,2	1,4	-	-	-
10,0	0	106,5	82,6	71,6	1,8	1,8	1,4	+	+	+
	2	116,8	93,8	103,4	1,6	1,3	2,0	+	-	+
	4	88,3	129,1	73,5	1,8	1,4	1,4	+	+	+
	24	98,0	171,4	103,4	3,4	1,2	1,0	+	+	-
	48	96,6	103,7	82,9	1,9	1,3	1,3	+	-	-

Примечание: знаком «-» отмечено отсутствие различия выборок облученной и контрольной популяций. При знаке «+» различие считается достоверным при уровне значимости 0,05.

Таблица 48. Влияние средних и больших доз γ -облучения на амплитудные, временные и спектральные характеристики светоизлучения ночесветки.

Доза (Гр)	Время (ч)	Отношение средних (%)			Отношение дисперсий			Значимость различий		
		A	$l_{0.5}$	Θ	A	$l_{0.5}$	Θ	A	$l_{0.5}$	Θ
100,0	0	82,2	95,5	81,7	1,2	1,8	1,4	-	+	-
	2	105,1	140,6	127,6	1,7	1,0	1,5	+	+	+
	4	86,5	120,5	105,4	1,7	1,2	3,1	+	-	+
	24	83,7	96,6	107,2	1,4	1,2	1,7	-	-	+
	48	72,4	136,3	114,3	2,3	1,3	1,0	+	+	-
500,0	0	81,2	129,7	95,5	1,5	1,1	1,2	+	+	-
	2	91,8	78,7	89,0	1,4	3,1	1,1	-	+	-
	4	77,7	104,1	109,3	2,5	1,1	1,9	+	-	+
	24	66,4	92,6	109,4	3,0	1,7	2,0	+	+	+
	48	70,3	109,0	118,8	2,8	2,3	2,3	+	+	+
500,0*	0	84,7	117,8	99,3	1,1	2,1	1,3	-	+	-
	2	76,2	139,5	86,3	1,4	1,1	1,4	+	+	+
	4	79,9	111,6	120,1	1,7	1,8	1,7	+	+	+
	24	80,5	98,3	104,4	1,8	1,2	1,7	+	-	+
	48	67,2	124,3	122,1	1,8	1,5	1,2	+	-	-
1000,0	0	46,9	104,7	115,0	3,9	1,4	4,1	+	-	+
	2	66,8	110,3	101,2	1,8	1,1	1,4	+	-	-
	4	68,0	118,5	111,6	1,8	1,8	1,1	+	+	-
	24	54,4	58,3	118,1	2,3	1,4	2,3	+	+	+
	48	40,3	42,6	141,6	5,1	1,3	3,3	+	+	+

Примечание: знаком * отмечено облучение мощностью 0,04 Гр·с⁻¹.

Анализ зависимостей «доза-эффект» влияния γ -облучения на амплитудные, временные и спектральные характеристики свечения ночесветки показал, что это влияние носит сложный и неоднозначный характер (табл. 47 и 48). Так, непосредственно после облучения отмечается стимуляция амплитуды светоизлучения ночесветки при дозах от 0,1 до 10,0 Гр включительно (табл. 47) и уменьшение этого параметра биолюминесценции у организмов, облученных средними и большими дозами (табл. 48). Уравнение линейной регрессии зависимости амплитуды биолюминесценции (Y) от величины дозы γ -облучения (X) имеет вид:

$$Y = 106,89 - 0,06X \quad (5.6).$$

Коэффициент корреляции между этими параметрами (r) оказался отрицательным и равным $r = -0,92 \pm 0,07$

В отличие от амплитуды биолюминесцентных вспышек ночесветки длительность свечения облученных организмов сразу после радиационного воздействия возрастает с увеличением дозы облучения практически линейно. Уравнение регрессии этой зависимости имеет вид:

$$Y = 85,92 + 0,03 X \quad (5.7)$$

Коэффициент корреляции r между этими параметрами оказался положительным и по абсолютному значению существенно ниже: $r = 0,67 \pm 0,24$

Как следует из приведенных в таблицах 47 и 48 результатов, изменение во времени характеристик биолюминесценции ночесветки после γ -облучения носит осциллирующий характер. При этом, и периоды изменения этих параметров и их фаза зависят от величины дозы облучения. Это, вероятно, является следствием взаимодействия двух процессов: присущих фермент-субстратным комплексам собственных колебаний [Дечев, Матвеев, 1969; Романовский и др., 1979] и фазового характера изменения ряда биохимических показателей клетки, в том числе хемилюминесценции [Снегирева, 1981], в процессе развития лучевого поражения. Действительно, при прочих равных условиях период колебаний фермент-субстратного комплекса может составлять от нескольких секунд до нескольких суток [Rapp, 1979], что определяется соотношением скоростей активной и неактивной фаз фермента [Татузов, Тихомирова, 1980]. В свою очередь, активность и ферментов [Burns et al., 1965] и субстратов [Bruckner, Burtnicks, 1964] изменяется при действии радиации. Наложение на эти процессы изменения проницаемости клеточных мембран [Кузин, 1980] и возникновения в них чрезвычайно высокого потенциала при воздействии больших доз радиации [Фоменко, Акоев, 1984] объясняет, на наш взгляд, сложный характер изменений параметров биолюминесценции ночесветки во времени после γ -облучения.

Именно этим, в частности, можно объяснить то, что отмеченная стимуляция интенсивности светоизлучения облученных организмов не носит

постоянного характера и заканчивается спадом, время наступления которого определяется величиной поглощенной дозы γ -облучения. Так, вторично высокий уровень корреляции между амплитудой биолюминесценции и величиной дозы обнаруживается только через 48 ч после радиационного воздействия. Уравнение линейной регрессии этой зависимости имеет вид $Y = 96,4 - 0,05 X$, при $r = -0,88 \pm 0,07$.

Для длительности биолюминесценции уравнение регрессии через 48 ч после облучения имеет вид:

$$Y = 119,4 - 0,06 X, (5.8).$$

При этом, коэффициент корреляции между дозой облучения и длительностью светоизлучения ночесветки в сравнении с таковым, зарегистрированным сразу после облучения, меняет знак и становится существенно выше по абсолютной величине: $r = -0,82 \pm 0,12$.

Что касается спектрального соотношения Θ , то его изменение от дозы во времени не носит четко выраженной закономерности. Это свидетельствует об относительной устойчивости компонентов биохимической реакции свечения к ионизирующим излучениям в применяемом диапазоне доз. Однако, как следует из представленного материала, через 4 ч после облучения и вторично через 48 ч после радиационного воздействия по значению Θ можно судить о величине полученной организмом дозы. Так, в диапазоне малых доз (табл. 48) величина спектрального соотношения составляет менее 100%, а в диапазоне средних и больших доз – более 100% (табл. 48).

Зависимости «доза-эффект» воздействия γ -облучения на рассматриваемые характеристики биолюминесценции ночесветки через 4 ч после облучения представляются нам особенно интересными. Действительно, к 4 ч после облучения достигается наибольшее разделение по амплитудам и длительностям вспышек облученных и контрольных организмов при действии малых доз, стимулирующих ее биолюминесценцию (табл. 47). Кроме того, вне зависимости от полученной дозы отношение амплитуды облученных и контрольных организмов составляет $80,7 \pm 7,1\%$. Длительность светоизлучения облученных организмов к этому времени после радиационного воздействия, значительно превышая длительность биолюминесценции контроля, составляет довольно близкую величину для всего диапазона доз: $122,3 \pm 18,6\%$ (табл. 47 и 48). Эти результаты говорят в пользу отсутствия «порога» при поражении ионизирующим излучением неких компонентов биолюминесцентной системы ночесветки, одинаково важных для интенсивности и длительности ее светоизлучения.

Амплитуда высвечивания ноктилюки при прочих равных условиях зависит от количества задействованных потенциалом действия сцинтиллонов и объема вступивших в реакцию светоизлучения химических компонентов. В то же время длительность биолюминесцентной вспышки определяется как количеством этих органелл, так и скоростью протекания в них химической

реакции свечения. Поскольку, как следует из приведенных выше результатов, изменение амплитуды и длительности светоизлучения облученных организмов проходит в противофазе, естественен вывод о малой значимости для обнаруженного явления числа сцинтиллонов. Следовательно, причиной описанных эффектов может явиться изменение объема химических компонентов биолюминесцентной реакции и скорости ее протекания. В пользу подобного предположения говорят и литературные данные. Так, облучение светящихся бактерий *Photobacterium fischeri* приводило к более низкой скорости их люминесцентной реакции по сравнению с контролем [Burns, Whipple, 1964].

Подтверждением изменения химического состояния компонентов биолюминесцентной реакции ночесветки при действии ионизирующей радиации служит также изменение параметра Θ . Поскольку изменение этого параметра можно объяснить только модификацией состояния химических компонентов реакции светоизлучения облученных клеток, мнение многих авторов о беспороговости лучевого воздействия на живые системы находит свое подтверждение [Керкис, 1967, 1977; Ли, 1963]. Действительно, согласно этой гипотезе, облучение биологических объектов в любой дозе предполагает химические изменения в них, ибо каждая молекула, один из атомов которой оказывается ионизированным, неизбежно испытывает химические превращения. Изменения во времени параметра Θ показывают, вероятно, именно такие превращения компонентов фермент-субстратного комплекса биохимической реакции светоизлучения ночесветки при облучении ее γ -излучением в любой испытанной нами дозе.

С увеличением дозы гамма-облучения наблюдался рост числа невосветившихся организмов. Уравнение линейной регрессии этой зависимости имеет вид $Y = -208,6 + 1,98 X$, при положительном коэффициенте корреляции между этими параметрами: $r = 0,78 \pm 0,21$.

Еще одним подтверждением зарегистрированного влияния γ -облучения на биолюминесценцию ночесветки является анализ среднего за все время наблюдения внутри каждой дозы процентного соотношения амплитуды импульсов светоизлучения облученных и контрольных организмов. Оказалось, что эта величина с ростом дозы уменьшается по закону линейной регрессии вида:

$$Y = 99,4 - 0,05 X \quad (5.9).$$

Величина коэффициента корреляции между этими параметрами показала наиболее высокую из всех анализировавшихся ранее степень связи – $r = -0,97 \pm 0,02$.

Важным представляется изучение влияния мощности γ -излучения на характеристики свечения облученных организмов. Для соответствующего эксперимента были выбраны наибольшие из применявшихся мощности сообщения доз, равные 0,04 и 0,67 Гр·с⁻¹ и доза γ -облучения в 500 Гр. При этом выяснилось, что явно выраженного эффекта мощности доз γ -облучения

даже при критической для нее дозе не наблюдается. Действительно, сравнение средних значений длительности биолюминесцентных вспышек показало, что воздействие меньшей мощности γ -излучения приводило к несколько большей продолжительности свечения ночесветки (табл. 48). Вместе с тем, амплитуда биолюминесцентных импульсов и их спектральное соотношение практически не отличаются.

Приведенные результаты свидетельствуют о значительной устойчивости биолюминесцентной системы ночесветки к изменению мощности сообщения дозы γ -облучения и подтверждают данные, опубликованные нами ранее [Токарев и др., 1982]. Иными словами, в использованном диапазоне мощностей γ -излучения для молекул люциферин-люциферазного комплекса, в отличие от других клеточных структур, энергия ионизации менее важна, чем сам факт радиационного поражения. Это согласуется с положением о том, что различия в радиационно-химических реакциях возможны лишь при мощностях доз, превышающих $10^4 \text{ Гр} \cdot \text{с}^{-1}$ [Бак, Александер, 1963]. Возникает, однако, вопрос об экспрессивности (выразительности) характеристик биолюминесценции ночесветки в качестве показателя ее радиорезистентности. Известно, что под биологическим действием ионизирующего излучения понимается совокупность морфологических и функциональных изменений в живом организме, возникающих под воздействием радиации [Козлов, 1987]. Известно также, что в популяциях одноклеточных организмов, равно как и в любых других популяциях поддержание функциональных характеристик происходит за счет структурных перестроек и, прежде всего, за счет изменения численности организмов [Федоров, 1974]. Именно поэтому численность (выживаемость) популяций является основным показателем их функционального состояния при воздействии различных токсикантов [Левина и др., 1987].

Нельзя не признать, что подобное изучение функционального состояния биологических объектов при воздействии на них различных физических и химических полей обладает рядом недостатков. К числу наиболее значительных из них относятся, прежде всего, недостаточная точность измерений и необходимость длительной экспозиции. Между тем, авария на Чернобыльской АЭС [Информация об аварии на Чернобыльской АЭС и ее последствиях, подготовленная для МАГАТЭ, 1986] показала необходимость экспресс-методов определения как экологических последствий воздействия ионизирующих излучений на окружающую среду, так и изучение их воздействия на отдельных представителях флоры и фауны.

К сожалению, несмотря на принимаемые меры, полностью исключить поступление радионуклидов от АЭС в окружающую среду не представляется возможным [Егоров, 1987]. Если при этом учесть, что роль ядерной энергии в экономическом развитии разных стран в обозримом будущем будет возрастать [Ядерная энергия, человек и окружающая среда, 1984; Иванов и др., 2006], можно понять обеспокоенность ученых по поводу связанных с этим экологических и гигиенических проблем [Поликарпов, Егоров, 1986; Иванов и др., 2006].

Учитывая вышеизложенное, нами в качестве экспресс-метода оценки влияния ионизирующих излучений на биологические системы предлагается изменение характеристик их биолюминесценции [Токарев, 1984]. В пользу подобного предложения говорит, во-первых, тот факт, что параметры биолюминесценции являются достаточно точным показателем физиологического состояния планктонных биолюминесцентов [Битюков, 1966]. Во-вторых, в механизмах воздействия γ -облучения на процесс светоизлучения и на выживаемость обнаруживается много общего. Действительно, по данным некоторых авторов [Njus, Swift, 1979] биолюминесцентная вспышка ночесветки запускается ионами Ca^{2+} , диффундирующими через мембрану в микроисточники по периферии клетки. С другой стороны, ионизирующие излучения влияют на пролиферацию клеток за счет повышения проницаемости мембран для ионов Ca^{2+} [Гренадер, 1984]. Поэтому, сопоставив изменения выживаемости и отдельных параметров биолюминесценции ночесветки в различное время после воздействия на нее различных доз γ -облучения, можно, вероятно, выяснить возможность применения характеристик светоизлучения *Noctiluca scintillans* для оценки ее радиорезистентности.

Вместе с тем, более высокая чувствительность ферментов и гликокаликса – важных компонентов биолюминесцентной системы одноклеточных – к ионизирующим излучениям в сравнении с другими структурами клетки [Эмануэль, 1984; Шубин и др., 1985; Сунгуров, 1988] предполагает повышение точности и оперативности анализа радиорезистентности биолюминесцентов по характеристикам их светоизлучения.

Наибольшая связь поглощенной дозы γ -излучения с пострadiационными характеристиками биолюминесценции ночесветки была зарегистрирована сразу после облучения и через 48 ч. В связи с этим, сопоставление измеряемых параметров светоизлучения облученных организмов проводили в этих временных интервалах с данными выживаемости облученной популяции через 48 ч после радиационного воздействия – первой точки временного интервала, излучения радиорезистентности ночесветки в большинстве опытов.

Как следует из полученных результатов такого сопоставления, наибольший коэффициент корреляции обнаружен между амплитудой светоизлучения ночесветки и ее выживаемостью через 48 ч после облучения (табл. 49). Вместе с тем, уже на протяжении первого часа после облучения коэффициент корреляции между этими параметрами также достаточно высок. В этот отрезок времени существенна и отрицательная связь между длительностью светоизлучения облученной ночесветки и ее выживаемостью (табл. 49).

Таким образом, характеристики светоизлучения действительно могут использоваться для диагностики развития лучевого поражения планктонных биолюминесцентов. Причем, на основании приведенных данных, ночесветку следует отнести к организмам, обладающим высокой чувствительностью к воздействию ионизирующей радиации. Вместе с тем, ранее нами был сделан вывод о достаточно высокой устойчивости этого организма к воздей-

ствию гамма-облучения. Возникает вопрос: возможно ли сочетание высокой чувствительности и высокой устойчивости у одного и того же вида к воздействию гамма-облучения? Известных автору литературных источников, где приводились бы подобные материалы нет. Однако, подобное сочетание высокой чувствительности и высокой устойчивости характерно для популяций планктонных водорослей при воздействии на них различных токсикантов [Левина и др., 1987].

Таблица 49. Коэффициенты корреляции (r) и коэффициенты уравнения регрессии (a и b) зависимости между характеристиками биолюминесценции ночесветки и ее выживаемостью в разное время после воздействия γ -облучения.

Время (ч)	Амплитуда – выживаемость			Длительность – выживаемость			Спектральное – соотношение – выживаемость		
	r	a	b	r	a	b	r	a	b
0	0,92	-60,83	1,50	-0,81	240,87	-1,75	-0,50	203,61	-1,38
48	0,94	-49,09	1,48	0,65	-15,39	0,89	-0,42	257,89	-1,73

При этом чем выше интервал порогов чувствительности и устойчивости вида к воздействию физических и химических полей, тем выше способность популяции повышать свою устойчивость к воздействию токсикантов. Вероятно, наши данные являются одним из проявлений описанной этими авторами общебиологической закономерности и могут быть применены для целей биомониторинга и прогнозирования устойчивости популяции ночесветки к воздействию различных доз γ -облучения.

5.3. Действие углеводов на стимулируемую биолюминесценцию планктонных организмов

Ресурсы прибрежной зоны Мирового океана активно используются в различных сферах народного хозяйства на протяжении двух столетий и, как результат, в настоящее время неритические зоны тносятся к числу импактных областей с широким спектром веществ-загрязнителей. Эксплуатация автономных химических источников тока (свинцово-цинковых аккумуляторов), плановые сбросы так называемых очищенных льяльных вод с кораблей, аварийные разливы и утечки горюче-смазочных материалов, дноуглубительные работы на фарватерах и местах отстоя кораблей, интенсивные стоки промышленных предприятий – вот далеко не полный перечень источников загрязнения прибрежных акваторий.

При этом, согласно утвержденному ООН перечню загрязняющих веществ наибольшую опасность представляют нефтяные углеводороды (НУ). Так, по имеющимся данным объем накопившихся в донных отложениях севастопольских бухт нефти и нефтепродуктов составляет порядка 20 тыс.т. [Миронов и др., 2003]. Нефтяное загрязнение сказывается на условиях жизни гидробионтов всех систематических уровней, а также на гидрологиче-

ском и гидрохимическом режимах вод. В частности, появление тонкой, зачастую толщиной в десятки микрон, нефтяной плёнки увеличивает альбедо океанической поверхности, изменяя интенсивность тепло- и влагообмена и всего энергетического баланса фотического слоя. Накопление НУ в донных осадках вызывает качественные и количественные нарушения в структуре донных сообществ, приводит к нарушению равновесия между продукционными и деструкционными процессами и, как результат, к резкому снижению потенциала самоочищения всего водоема. При этом, неравномерность распределения источников загрязнения вдоль береговой полосы способствует концентрированию загрязнения в отдельных участках акватории – зонах повышенного экологического риска.

Справедливость сказанного выше о степени антропогенного пресса на неритические области и открытые воды Мирового океана иллюстрирует таблица 50, в которой приведены литературные материалы по существующим уровням загрязнения различных акваторий [Бенжицкий, 1979; Израэль, Цыбань, 1989; Ларин и др., 2011; Патин, 1977, 1979, 2001].

Таблица 50. Уровни загрязнения некоторыми поллютантами фотической зоны и их токсический порог для фитопланктона [Бенжицкий, 1979; Израэль, Цыбань, 1984; Ларин и др., 2011; Патин, 1977, 1979, 2001].

Тип поллютанта	Уровень загрязнения (мкг·л ⁻¹)		
	Открытые воды	Неритическая зона	Токсический порог
Полихлорбифенолы	10 ⁻²	10 ⁻¹ – 10 ⁰	10 ¹
Нефтяные углеводороды	10	10 ² – 10 ⁴	10 ²
Свинец	10 ⁻¹ – 10 ⁰	10 ¹ – 10 ⁴	10 ⁻¹
Ртуть	10 ⁻²	10 ⁻¹ – 10 ⁰	10 ⁻¹
Пестициды (ДДТ)	10 ⁻²	10 ⁰	10 ⁻¹
Нефтяные контаминанты *	10 ⁻¹	3 10	?

* – мг·л⁻¹

В силу сказанного, одной из важных задач нашей работы явилась оценка возможности применения для целей экологического мониторинга морских планктонных сообществ характеристик биолюминесценции планктонтов разного филогенического уровня. Экспрессные биофизические методы оценки функционального состояния планктонных сообществ по кинетическим параметрам их свечения уже давно признаны приоритетными при организации действенного экологического мониторинга [Стом и др., 1993; Токарев, 2006; Хоружая и др., 1989]. В их пользу свидетельствует то, что определяемые инструментальными методами регистрации наблюдаемых эффектов [Гладышев, 1999; Vavilin et al., 1995] характеристики носят универсальный (интегральный) характер и служат как показателем экологической структуры исследуемого ценоза, так и его физиологического состояния. Кроме того, важно, что реакции «поствоздействия» популяций проявляются уже в течение первых десятков минут после воздействия поллютанта.

Основными задачами эксперимента были:

- изучение диапазона концентраций нефти, оказывающих эффективное действие на параметры биолюминесценции опытных организмов;
- исследование действия токсиканта на светоизлучательный процесс организмов различных систематических уровней;
- выявление характера реакции системы светоизлучения на действие различных фракций нефти.

В качестве тест-объектов использовали одноклеточные водоросли *Noctiluca scintillans* и *Pyrocistis pseudonociluca*, а для сравнения – копепод *Lucicutia flavicornis*.

Для получения световой эмиссии от исследуемых организмов применяли химическое и электрическое раздражения. Токсикантом служила сырая нефть с нефтебазы «Шесхарис» (г. Новоросийск). В первой серии опытов использовали обычную сырую нефть, во второй – нефть, лишенную легких фракций, в третьей – эту же нефть с добавлением соляра. Для получения равномерной концентрации нефть перед началом эксперимента эмульгировали. При этом, как отмечается в литературе, поражающий эффект этого токсиканта самый высокий [Миронов и др., 2003].

Первая серия опытов предусматривала выявление характера изменений биолюминесцентного сигнала в зависимости от концентрации эмульгированной в морской воде сырой нефти. В качестве объекта использовали массового биолюминесцента Черного моря – *Noctiluca scintillans*, поскольку она из всех динофитовых биолюминесцентов имеет наименее выраженную суточную ритмику свечения и практически не ингибируется воздействием внешней освещенности [Битюков, 1968].

Задаваемыми концентрациями нефти в опытах были 30, 60 и 120 мг·л⁻¹ (концентрации относительные, поскольку факт испарения легких фракций и адсорбция тяжелых на стекле сосудов трудно поддается подсчету). Каждая временная точка являлась средним из 10 измерений той или иной характеристики светоизлучения на десяти отдельно стимулированных особях ночесветки.

Согласно рис. 68 длительность свечения ночесветки в экспериментальных сосудах заметно отличается от контрольного и в большинстве случаев превышает таковое у организмов в чистой воде. Обращают на себя внимание флуктуации временных характеристик биолюминесценции ноктилюки во всех опытных сосудах, причем при больших концентрациях нефти они более выражены. Максимальное различие во времени свечения между контролем и опытом наблюдается через 24 часа. Спустя 72 ч, однако, средние величины времени свечения ночесветки в опытных и контрольных сосудах сближаются и различие уже не достоверно.

Анализ зависимости амплитуды световых вспышек от концентрации нефтепродуктов и времени экспозиции показал более существенные различия при сохранении отмеченных выше тенденций. Так, через 1 ч выдерживания водорослей в сосудах с заданной концентрацией нефти амплитуда их светоизлучения отличалась от таковой у водорослей из контрольных сосудов в 2,5; 3,0 и 3,7 раза в соответствие с градиентом концентрации (рис. 69). Че-

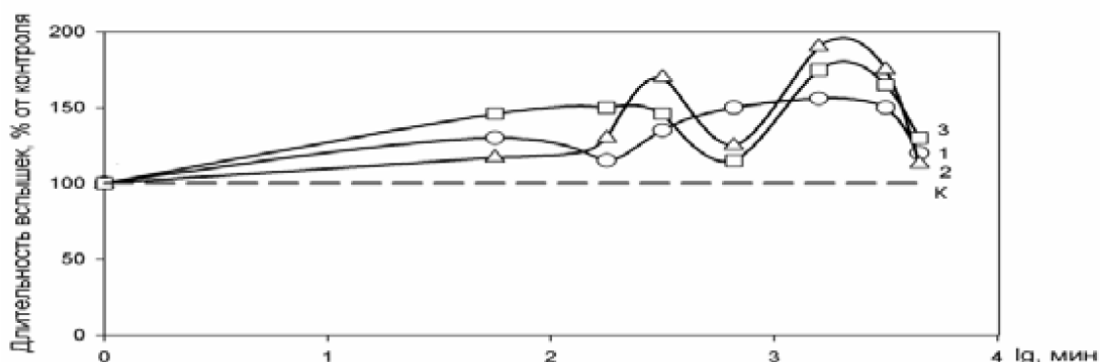


Рис. 68 Длительность свечения ночесветки при воздействии различных концентраций сырой нефти; 1 – 30 мг·л⁻¹; 2 – 60 мг·л⁻¹ и 3 – 120 мг·л⁻¹.

рез 3 ч эти различия составили соответственно 3,2; 3,6 и 4,3 раза. Чем выше была концентрация нефти, тем резче проходила «стимуляция» потенциальной биолюминесцентной активности ночесветки [Евстигнеев, Серикова, 1987].

При дальнейшей экспозиции амплитуда вспышек достоверно снижалась, причем более отчетливо у организмов, содержащихся при более высоких концентрациях нефти. Через 24 часа амплитуда вспышек ночесветки во всех экспериментальных сосудах вновь увеличивалась, однако средние значения ее для организмов из сосудов с разными концентрациями токсиканта сближались, что позволяет сделать заключение о едином среднем уровне светоизлучения опытных организмов через 1 сутки. Тем не менее отличие от контроля составило более 5 раз. Через 3 сут амплитуда биолюминесценции организмов в эксперименте вновь снижалась, но при этом оставалась выше, чем в контроле.

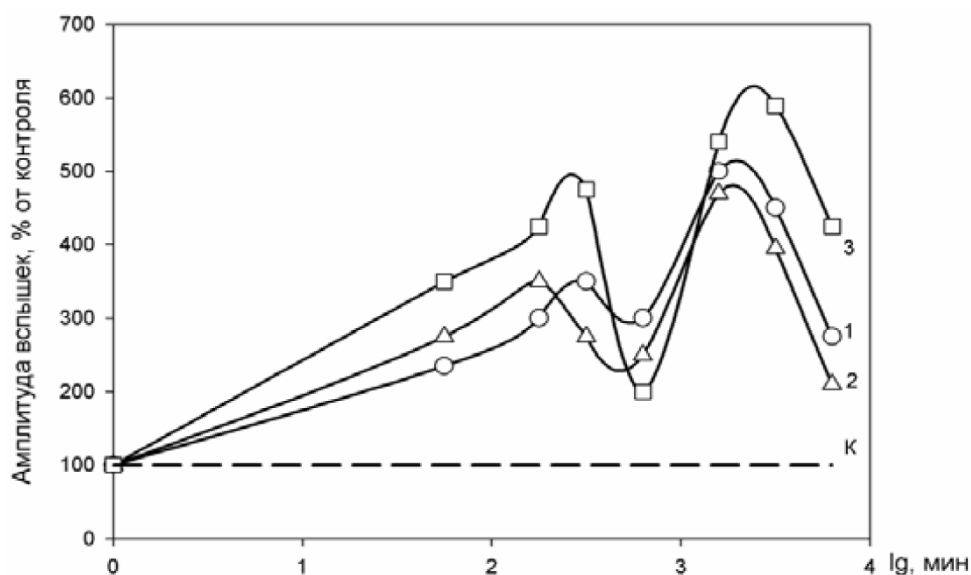


Рис. 69. Зависимость амплитуды световых вспышек ночесветки от концентрации сырой нефти и времени экспозиции: 1 – 30 мг·л⁻¹; 2 – 60 мг·л⁻¹; 3 – 120 мг·л⁻¹; К – контроль

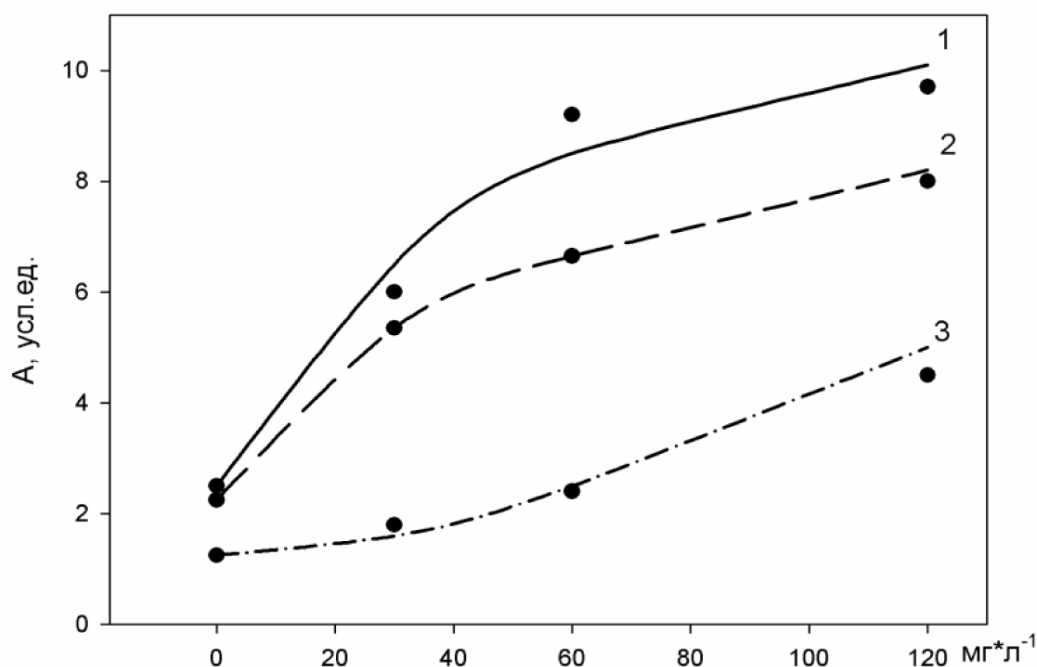


Рис. 70. Зависимость амплитуды биолюминесцентных сигналов *N. scintillans* от концентрации сырой нефти в среде (кривые 1–3): 1-е, 2-е и 3-и сутки экспонирования, соответственно.

Динамику соотношения характеристик биолюминесценции у контрольных и опытных организмов на протяжении всей экспозиции иллюстрирует рис. 70. Угол наклона кривой стимулирующего эффекта существенно меняется в зависимости от времени регистрации параметра.

Таким образом, общей закономерностью воздействия указанных концентраций нефтяного загрязнения является стимулирование потенциальной биолюминесцентной активности черноморской ночесветки. Наряду с этим необходимо отметить появление осциллирующего характера стимулирования. В следующей серии экспериментов предусматривалось выявить изменения в характере биолюминесценции ночесветки в зависимости от качественного состава нефти.

Для сравнения с результатами предыдущих опытов, где использовалась обыкновенная сырая нефть, исследовали действие нефти, лишенной легких компонентов, и смеси последней с соляром. В хронических экспериментах длительностью до 144 ч при концентрации нефти (без легких фракций) 120 мг*л⁻¹ проявилось меньшее влияние ее на параметры светоизлучения ночесветки. При таком, более длительном, экспонировании организмов в растворе токсиканта заметно уменьшение времени биолюминесцентных вспышек – как в эксперименте, так и в контроле. Если после часовой экспозиции в чистой морской воде среднее время светоизлучения ночесветки составляло $0,49 \pm 0,08$ с, то через 7 сут – $0,3 \pm 0,09$ с, причем различие достоверно. Для организмов, содержащихся в присутствии токсикантов, эти различия были соответственно $0,65 \pm 0,06$ и $0,32 \pm 0,11$ с.

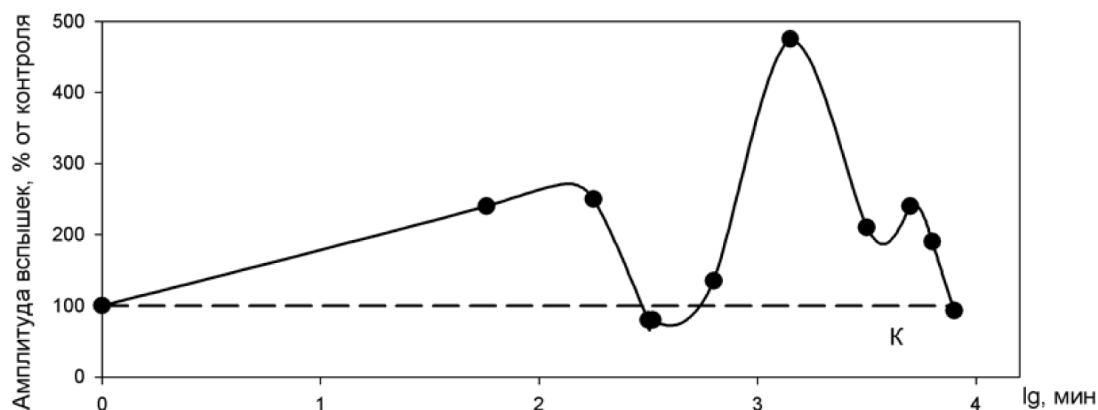


Рис. 71. Характер влияния тяжелых фракций нефти на амплитуду световых сигналов *Noctiluca scintillans*. К – контроль

Ход изменения амплитуды световых сигналов ночесветки был аналогичен таковому при использовании обыкновенной сырой нефти (рис. 71). Так, через 1 ч экспонирования различие по сравнению с контролем составило 2,5 раза, затем наблюдалось снижение среднего уровня интенсивности вспышек в эксперименте, а спустя 24 ч – вновь повышение.

Следовательно, закономерности, выявленные в опытах с обыкновенной сырой нефтью, сохраняются и при воздействии на организмы нефти, лишенной легких компонентов, однако степень проявления стимуляции интенсивности биолюминесценции при этом была ниже. Из рис. 71 видно, что при указанном составе нефтепродуктов стимулирование более длительное и значения амплитуд световых сигналов идентичны таковым в контроле лишь к исходу 7 сут.

Несколько иные результаты получены при экспонировании *N. scintillans* в морской воде со смесью соляра и нефти, лишенной легких фракций. Длительность световых вспышек в данном случае достоверно не отличалась от длительности свечения в контроле. Амплитуда биолюминесцентных сигналов в обоих случаях повышалась в течение 3 – 6 ч после чего снижалась, а затем – снова увеличивалась. Как и в предыдущих опытах, стимулирование уровня испускаемой световой энергии в первые часы экспозиции находилось в функциональной зависимости от концентрации токсиканта в среде. Аналогичные тенденции свойственны динамике общей энергии светоизлучения, но выражены они менее четко, чем в предыдущих опытах.

Для выяснения степени и направления влияния факторов: X_1 – тяжелые фракции нефти, X_2 – соляр (легкие фракции) – был поставлен двухфакторный эксперимент по двухуровневому ортогональному плану ПФЭ 2^2 . Экспозиция составила 6 ч. Уровни исследуемых факторов соответствовали 30 и 60 мг·л⁻¹ нефтепродуктов в среде. Коэффициенты в уравнениях множественной регрессии определяли по методу Йетса [Лисенков, 1979]. В целом результаты эксперимента можно представить в виде линейной модели вида:

$$Y = B_0 + B_1 X_1 + B_2 X_2 + B_{1,2} X_1 X_2 \quad (5.10),$$

где: Y – исследуемый отклик системы;
 B_0 – свободный член;
 B_1 – коэффициент при кодированном значении фактора X_1 ;
 B_2 – коэффициент при кодированном значении фактора X_2 ;
 $B_{1,2}$ – коэффициент при кодированном значении произведения факторов $X_1 X_2$
[Лисенков, 1979].

Длительность светоизлучения во всех экспериментах менялась незначительно, что обусловило близость получаемых коэффициентов по критерию Стьюдента. Влияние 6-часовой экспозиции *N. scintillans* в условиях действия указанных факторов на амплитуду ее биолюминесцентных сигналов можно представить в виде уравнения (с учетом лишь значимых коэффициентов):

$$Y = 65,7 + 17,2 X_2 \quad (5.11).$$

Отсюда следует, что основное влияние на амплитуду вспышек оказывает соляр, т.е. более легкие фракции, причем изменение его концентрации с 30 до 60 мг·л⁻¹ увеличивало среднюю величину данного параметра в 1,5 раза. Воспроизводимость полученных данных подтверждена применением критерия Кохрена, а адекватность эмпирического выражения – критерием Фишера [Лисенков, 1979]. В результате для оценки влияния исследуемых факторов на интенсивность биолюминесценции предложено уравнение:

$$Y = 19,7 + 4,9 X_2 \quad (5.12)$$

Иными словами, средняя интенсивность светоизлучения при увеличении содержания легких фракций нефти в воде также возрастает.

При анализе изменения интегральной энергии светоизлучения, как производной от времени и интенсивности свечения выяснилось, что соляр также стимулирует повышение общей энергии реакции биолюминесценции ночесветки, причем увеличение этого параметра более существенно (в 2 с лишним раза):

$$Y = 557,8 - 71,5 X_1 + 183,5 X_2 - 69,9 X_1 X_2 \quad (5.13)$$

Хотя коэффициенты при X_1 и $X_1 X_2$ находятся на грани достоверности, можно считать, что тяжелые фракции нефти даже в присутствии соляра (коэффициент при $X_1 X_2$) снижают исследуемые энергетические характеристики биолюминесценции ночесветки.

Третья серия экспериментов ставила целью выявление характера влияния нефтепродуктов на биолюминесценцию организмов разных трофических уровней. Действие сырой нефти в концентрации 30 мг·л⁻¹ на другую перидиниевую водоросль – *Pyrocistis pseudonociluca*, представителя более

соленых вод (Средиземное море) и типичного автотрофа, тоже повлияло на величины всех параметров светоизлучения, но несколько иначе, чем по отношению к ночесветке.

На рис. 72 представлены лишь достоверно отличающиеся от контроля значения параметров свечения, вызванного химической стимуляцией. Продолжительность биолюминесцентных вспышек пирогистисов в первые часы пребывания в среде с нефтью несколько увеличивалась, но через 6 ч вновь достигала уровня контроля, затем снижалась и в пределах срока экспозиции (18 ч) держалась на уровне, более низком, чем в контроле.

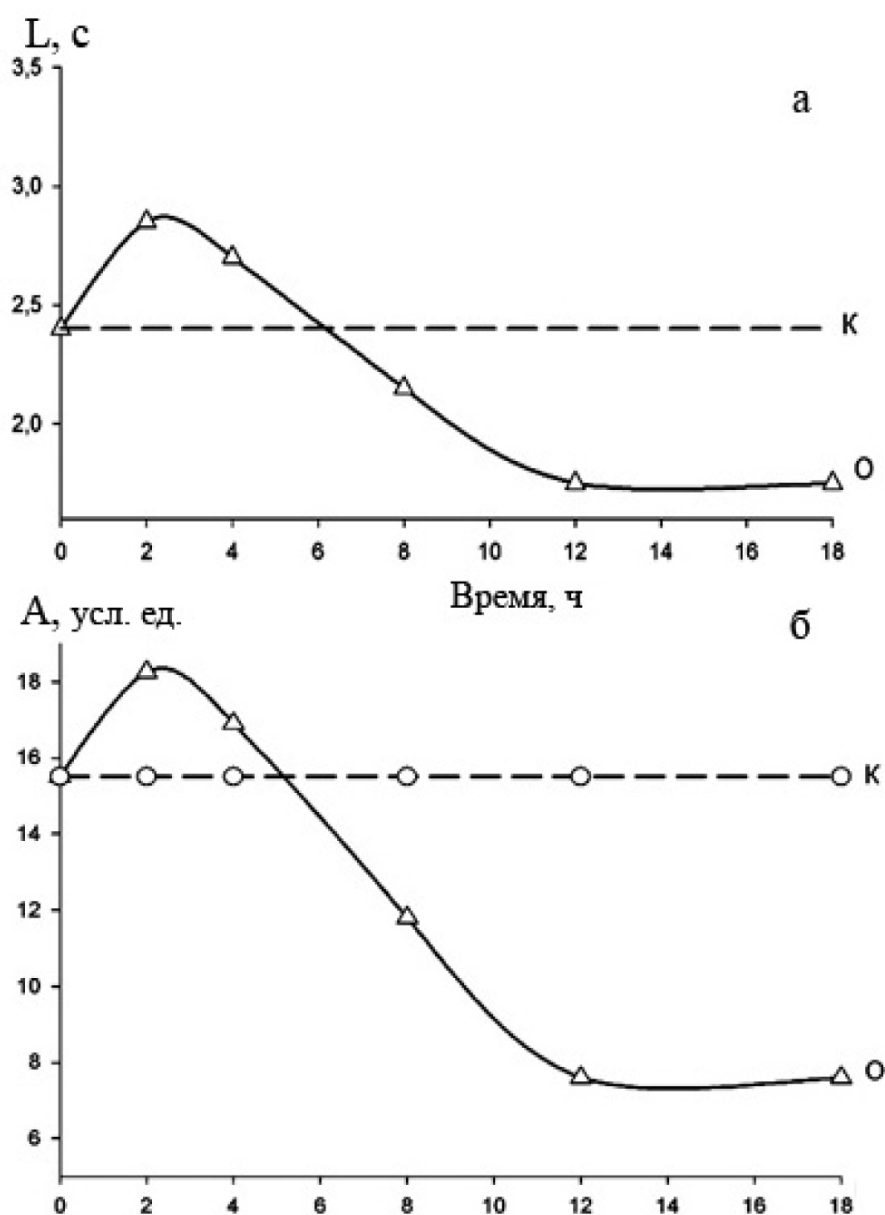


Рис. 72. Длительность (а) и амплитуда (б) световых сигналов *Pyrocystis pseudonostiluca* при экспозиции в растворе нефти (30 мг·л⁻¹): 0 – опыт; К – контроль.

Аналогична закономерность и в характере изменения амплитуды световых сигналов, однако уровень ее снижался в 2 раза по сравнению с контролем. Средняя интенсивность сигналов возрастала в первые часы экспозиции и через 4–5 ч уменьшалась, достигая 50%-ного уровня контроля спустя 8 ч экспонирования. Такая же тенденция установлена и для интегральной энергии световой эмиссии.

Для сравнения в экспериментах использовали и более высокоорганизованных гетеротрофов из числа биолюминесцентов – веслоногих рачков *Lucicutia flavicornis* – массовых планктонтов Средиземного моря. При добавлении в среду сырой нефти в концентрации $60 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ оказалось, что в течение контролируемых 2 ч экспозиции происходило увеличение (стимуляция) всех энергетических характеристик световых сигналов копепод приблизительно в 2 раза по сравнению с контрольными организмами.

Интерес к выявлению связей между биолюминесценцией организмов и влиянием на нее нефтяного загрязнения вполне закономерен. Последние десятилетия характеризуются ростом исследований океана, его продуктивности, структуры распределения живого вещества с помощью новых экспрессивных методов, одним из которых является батифотометрическое зондирование толщи вод [Токарев, 2006]. Однако увеличение уровня загрязнения Мирового океана вносит определенную погрешность в получаемые результаты. Показано, в частности, что корреляционная связь между величиной биолюминесцентного потенциала и количеством перидиниевых водорослей, четко выраженная в чистых районах, нарушается в загрязненных акваториях [Нарусевич и др., 1984; Нарусевич, Токарев, 1989]. Как показал наш первый эксперимент, нефть с относительно стандартным составом фракций при значительных величинах содержания ее в среде вызывает увеличение потенциальной способности к светоизлучению. Потенциальной мы называем возможность биолюминесцировать, поскольку само добавление токсиканта в сосуд с организмами не вызывает у них эмиссию света.

Наряду с увеличением светоизлучательной способности у ночесветки в присутствии нефти замечено, что количество делящихся особей даже при максимальных концентрациях токсиканта существенно выше, чем в контроле. Складывается впечатление, что присутствие нефти усиливает процессы жизнедеятельности в популяции ночесветки. В этом плане заслуживает внимания мнение о связи «красных приливов» с повышенным загрязнением прибрежных вод [Стародубцев, Родионов, 1981]. В то же время, по литературным данным, водорастворимые фракции нефти с содержанием $0,2\text{--}2,0 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ являются критическими для выживания планктонных ракообразных [Стародубцев, Родионов, 1981]. При этом растворимые компоненты нефти токсичны для живых организмов в наибольшей степени.

Факт стимулирования некоторых жизненных функций организмов в присутствии нефти не нов. Аналогичные наблюдения приводятся в ряде работ на примере фотосинтеза водорослей, скорости их деления [Патин, 1979]. Определенную роль в объяснении стимуляции отводят действию нефтяного

ростового вещества (НРВ), однако стимулирующее и ингибирующее количества НРВ находятся в весьма близких диапазонах [Миронов и др., 2003]. Можно предполагать косвенное стимулирование продуктами трансформации нефти и накоплением продуктов метаболизма, как показано на примере интенсификации размножения зеленых водорослей при действии на них фенола [Костяев, 1973].

Любопытно то, что в диапазоне исследованных концентраций нефти типичный фотосинтетик – *Pyrocistis pseudonociluca* испытывал в целом ингибирование биолюминесценции (рис. 72), что в пределах таких же уровней нефтяного загрязнения показано для фотосинтеза и роста культур некоторых водорослевых клеток [Патин, 1979]. В то же время у исследованных гетеротрофов – *N. scintillans* и *Lucicutia flavicornis* (Crustacea, Copepoda) появляется стимулирующий эффект при добавлении токсиканта.

В результате экспериментов показано, что основное влияние на стимулирование потенциальной биолюминесцентной активности оказывают легкие фракции нефти. К ним относятся многие низкокипящие углеводороды ароматического ряда: например, бензол, составляющий до 20% ароматических углеводородов сырой нефти. Они же лучше растворяются в морской воде [Struhsaker et al., 1974].

Показанные выше осциллирующие эффекты временной динамики светоизлучения вряд ли можно отнести к случайным. Выделяются два момента – выраженная цикличность стимулирования и ингибирования уровня излучаемой энергии и зависимость таких инверсий от концентрации токсиканта. Аналогичные явления в реагировании водорослей на присутствие нефтепродуктов по таким показателям, как фотосинтез, рост биомассы и т.д. объясняются наличием сложных антагонистических процессов подавления и стимулирования жизнедеятельности клеток в зависимости от характера трансформации нефти [Патин, 1979]. Однако, необходимо учитывать, что фермент-субстратный комплекс, являющийся основой механизма, приводящего к эмиссии квантов света, обладает собственными колебательными процессами, период колебаний которых может составлять от нескольких секунд до нескольких суток [Татузов, Тихомирова, 1980]. Последнее, в свою очередь, может зависеть и от уровня углеводородного загрязнения среды. Как и большинство катионов металлов углеводороды являются высокотоксичными и долгоживущими компонентами, вызывающими гибель живых организмов. Исследование их резистентности проводится на основе фиксации стандартных (рутинных) показателей – выживаемости в той или иной среде, скорости роста и размножения.

Биолюминесценция организмов – одно из звеньев в организации общего метаболизма клетки, при этом ее биохимические механизмы несомненно испытывают определенные деформации при изменении внешних условий [Njus, Swift, 1979]. Показанная нами экспрессивность получения информации с помощью данного теста при оценке токсикорезистентности живых форм – несомненное преимущество перед всеми названными выше критериями.

5.4. Влияние тяжёлых металлов на жизнедеятельность и параметры светозлучения планктонтов

В последние годы важными задачами антропогенной экологии и морской токсикологии стали исследования резистентности животных и растений к интоксикации [Израэль, Цыбань, 1989], а также анализ возникающих в связи с загрязнением генетических aberrаций, зачастую вызывающих снижение видового разнообразия [Шульман, Токарев, 2006]. Как было показано выше, при исследовании воздействия на одноклеточный планктон ионизирующей радиации, прямые показатели токсического эффекта при воздействии на организмы солей металлов фиксируются на основе выживаемости особей (оценки LD_{50} , LD_{100}), скорости роста и размножения. Указанные параметры – основные при аргументации того или иного биологического эффекта, однако зачастую получение этих оценок связано с длительными и сложными экспериментами. Как приведено нами ранее, для косвенного анализа влияния поллютантов используют некоторые физико-биохимические методы (например, измерение фотосинтеза и дыхания), позволяющие получать данные в более короткие сроки [Патин, 1979].

Нами использованы биофизические критерии, в качестве которых исследована реакция биолюминесцентной системы гидробионтов на воздействие различных доз тяжелых металлов. Неоднократно апробированная нами ранее экспрессивность получения информации с помощью данного теста при оценках токсикорезистентности гидробионтов – несомненное преимущество перед приведенными выше критериями [Битюков, 1966; Евстигнеев, 1988; Токарев, 1976, 1984, 1990].

5.4.1. Реакция одноклеточного планктона на воздействие тяжёлых металлов

Влияние тяжёлых металлов на биолюминесцентную систему обладающих ею организмов имеет свои особенности и требует тщательного изучения с использованием максимального ряда поллютантов. В данных экспериментах анализировали амплитуду, интегральную энергию, среднюю интенсивность и длительность биолюминесцентных сигналов [Евстигнеев П.В., 1988 а]. Следует отметить, что каждая из фиксированных временных точек на рисунках является средним показателем из 10–12 измерений, полученных соответственно от данного количества организмов в независимом эксперименте.

В качестве токсикантов в экспериментах с *N. scintillans* использовали соли тяжелых металлов ($FeCl_3$, $ZnCl_2$, $CuSO_4$, $HgHl_2$ и $PbCl_3$). Опыты проводили в фильтрованной морской воде в хроническом режиме без подкормки тестовой популяции.

Железо.

Загрязнение морской среды соединениями железа носит локальный характер и, видимо, в настоящее время это пока не существенно катастрофично

[Патин, 1979]. В наших опытах областью эффективных концентраций сульфата железа, оказывающих достоверное воздействие на биолюминесценцию ночесветки, являлись единицы и десятки миллиграммов на литр. При столь высоких дозах токсиканта энергетические параметры вспышек составляют более 50% значений контроля в течение 2 ч экспозиции (рис. 73). Продолжительность светозлучения при этом заметно менее реагирует на присутствие железа.

Характерна динамика эмиссии света в первые минуты присутствия токсиканта в среде: происходит достаточно резкое падение их абсолютных величин с последующим восстановлением на более высоких уровнях. Степень

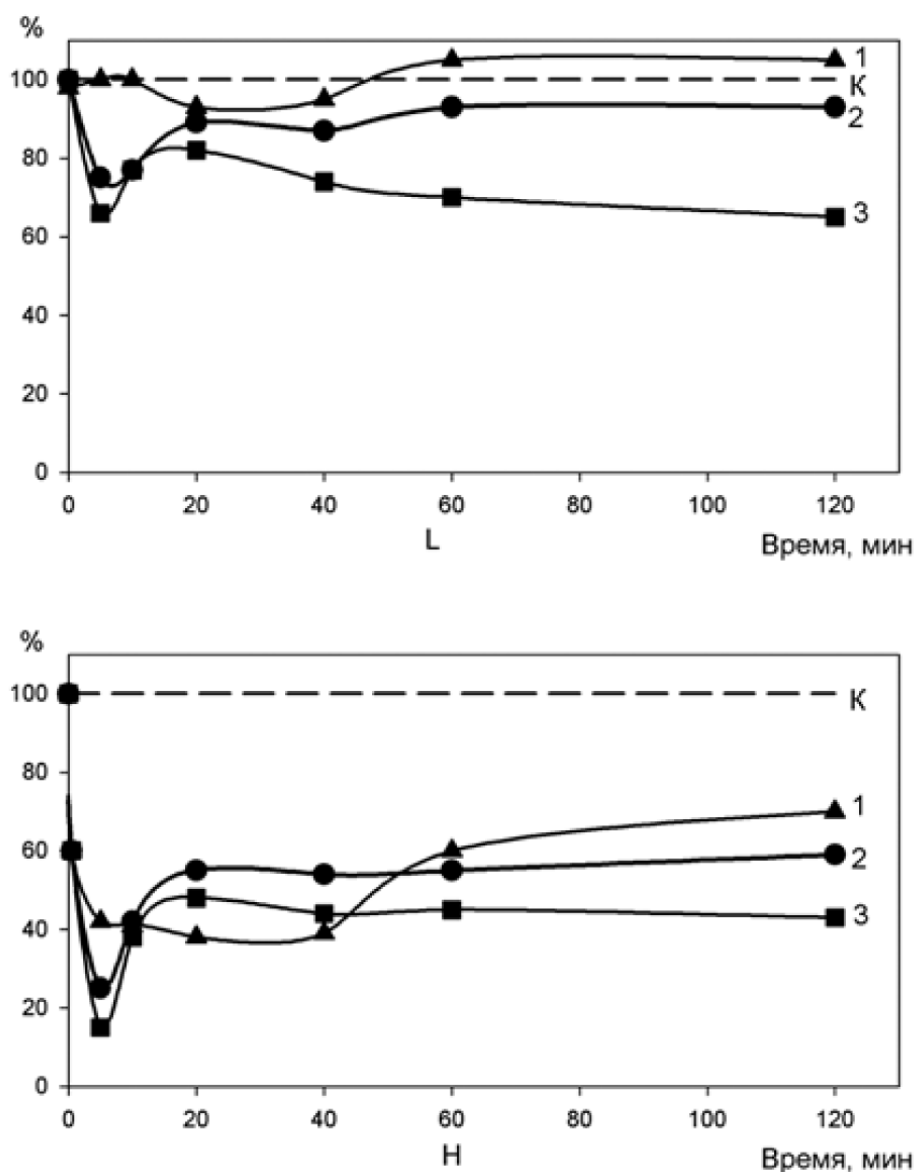


Рис. 73. Изменение продолжительности (L) и интенсивности (H) вспышек *N. scintillans* при экспозиции в среде, содержащей FeCl₃: 1 – 5 мг·л⁻¹; 2 – 10 мг·л⁻¹; 3 – 2 мг·л⁻¹

выраженности данного процесса находится в зависимости от концентрации токсиканта в случае интенсивности и интегральной энергии вспышек. Следует предполагать, что в естественных условиях, где концентрация ионов железа составляет десятые-сотые доли миллиграммов на 1 литр, влияние их на светоизлучение планктонных водорослей невелико.

Цинк.

Соединения цинка представляют значительную опасность для населения морских водоемов, однако распространение очагов повышенного содержания его в Мировом океане носит региональный характер [Патин, 1979]. Средняя повреждающая концентрация соединений цинка составляет $0,3 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$, однако с рядом металлов, например медью и никелем, может проявляться синергическое действие [Метелев и др., 1971]. В наших экспериментах исследовался широкий спектр концентраций хлорида цинка ($0,1\text{-}10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$).

Длительность вспышек так же, как и в предыдущих экспериментах, испытывает меньшие отклонения от уровня контроля, однако в целом с увеличением концентрации токсиканта она снижается и при максимальных концентрациях ($10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) составляет приблизительно 60% продолжительности свечения контрольных форм (рис. 74). Такая закономерность отмечается на всем протяжении экспозиции, и лишь особи, содержащиеся при низких концентрациях цинка, светоизлучают на третьи сутки с продолжительностью, близкой к контролю. Энергетические характеристики имеют тенденцию к снижению абсолютных значений в процессе экспозиции, причем этот процесс мало зависит от концентрации токсиканта (рис. 74). Как следует из результатов наших экспериментов, цинк в несколько большей мере угнетает светоизлучение *N. scintillans* по сравнению с железом. Сопоставление с литературными данными показывает, что, например, в верхнем 50-сантиметровом слое воды в Мировом океане концентрация этого токсиканта довольно высока и составляет в среднем $22 \pm 4 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$, что сравнимо с уровнями, реально действующими на биолюминесцентную систему перидиней. Существует мнение [Метелев и др., 1971] об увеличении токсичности этого катиона с уменьшением содержания кислорода, т.е. можно ожидать снижение уровней светоизлучения водорослей с глубиной при прочих равных условиях.

Свинец.

Загрязнение свинцом носит глобальный характер [Патин, 1979] и представляет значительную опасность для населения водоемов. При этом концентрация соединений свинца в Мировом океане в среднем невелика и составляет $1 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ [Морозов и др., 1975], однако в верхнем 50-сантиметровом слое может достигать до $13,5 \pm 3,5 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$. Воздействие хлорида свинца на биолюминесцентную систему ночесветки представлено на рис. 74.

Наиболее характерным ответом организма при экспозиции до 8 сут является наличие стимулирующего эффекта в диапазоне всех исследованных концентраций. Данная тенденция прослеживается в динамике всех параме-

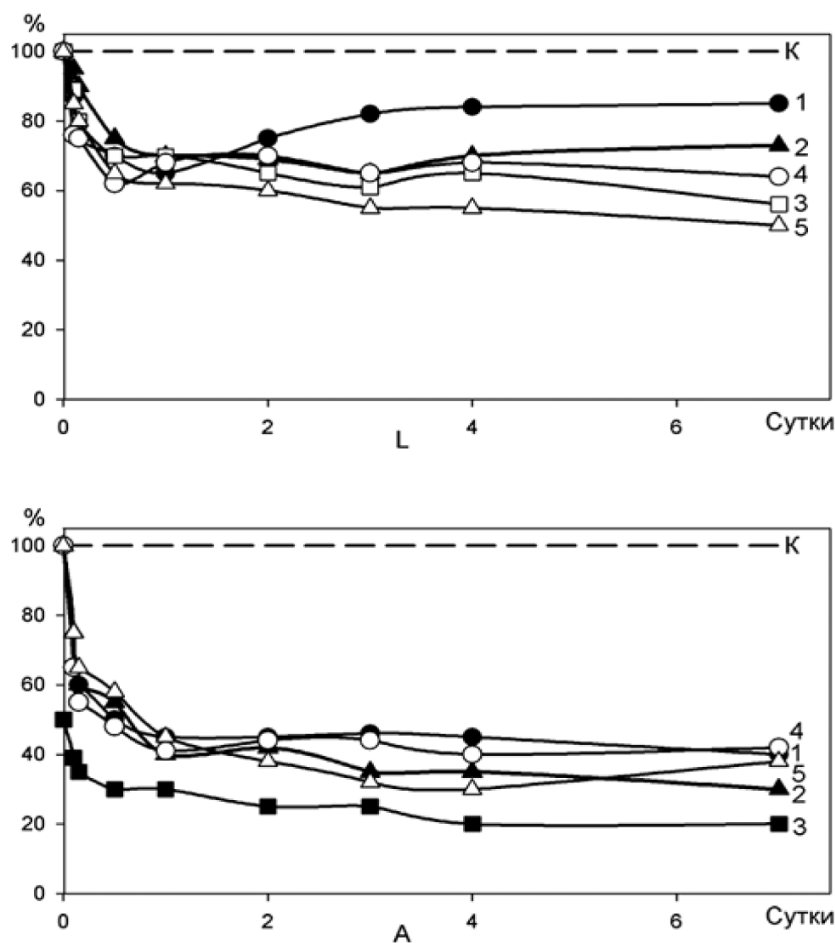


Рис. 74. Изменение продолжительности (L) и амплитуды (A) вспышек *N. scintillans* при экспозиции в среде, содержащей $ZnCl_2$: 1 – 1 мкг·л⁻¹; 2 – 10 мкг·л⁻¹; 3 – 100 мкг·л⁻¹; 4 – 1000 мкг·л⁻¹; 5 – 10000 мкг·л⁻¹

тров, но наиболее выражена в показателях амплитуды световых вспышек. Отличие от контроля через сутки экспозиции может достигать 350%. Более низкие концентрации $PbCl_2$ вызывают максимальную стимуляцию интегральной энергии свечения, но при минимуме эффекта по амплитуде свечения. Это объясняется тем, что большие концентрации свинца почти не влияют на длительность биолюминесценции, что отражается на общей энергии свечения, несмотря на максимальные величины амплитуды вспышек.

В первые часы экспозиции временные и энергетические параметры биолюминесценции ингибируются (рис. 75). Такое же ингибирование, необратимое в случае высоких концентраций свинца, имеет место и после периода увеличения свечения (более 4 сут экспозиции). Показательно, что при суточной экспозиции отмечены и в динамике изменения интенсивности фотосинтеза одноклеточных водорослей *Dytilum brightwellii* и *Coscinodiscus granii*. При их многосуточной экспозиции и при тех же концентрациях токсиканта [Патин, 1979] стимулирующий эффект биолюминесценции *N. scintillans* оказывается выше.

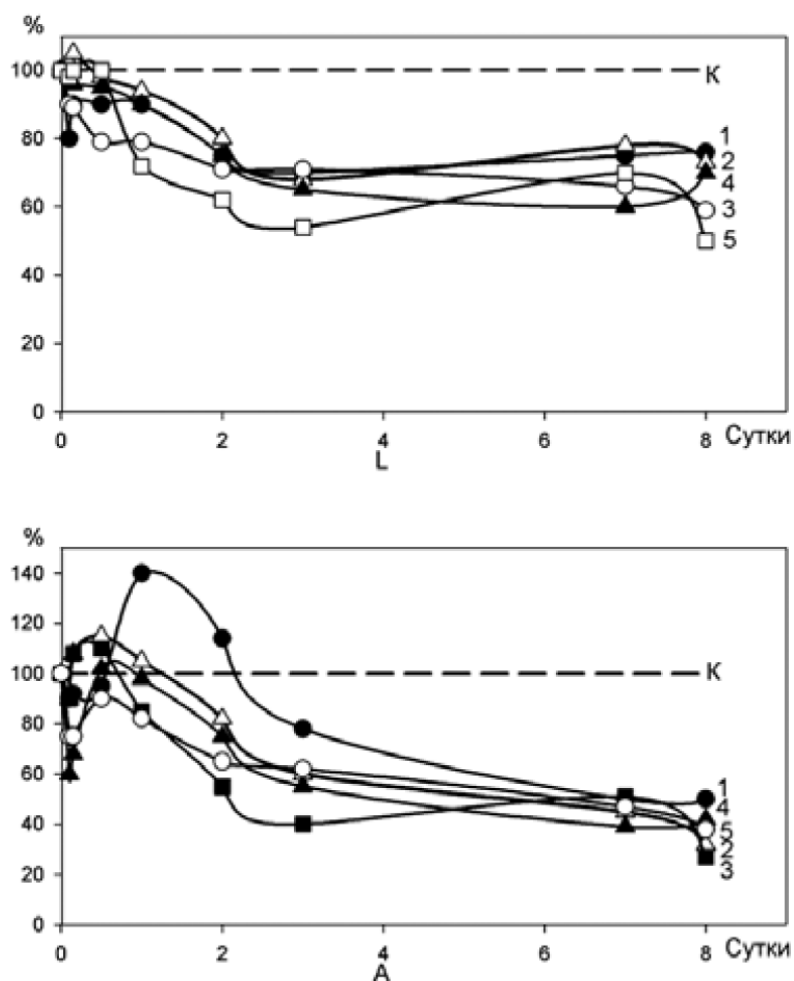


Рис. 75. Изменение продолжительности (L) и амплитуды (A) вспышек *N. scintillans* при экспозиции в среде, содержащей $PbCl_2$: 1 – 1 $мкг \cdot л^{-1}$; 2 – 10 $мкг \cdot л^{-1}$; 3 – 100 $мкг \cdot л^{-1}$; 4 – 1000 $мкг \cdot л^{-1}$; 5 – 10000 $мкг \cdot л^{-1}$

Совпадение в характере временной динамики относительной численности клеток в культурах *D. brightwellii*, *C. granii* и биолюминесценции *N. scintillans* отмечается практически при концентрации катионов свинца 100 и 1000 $мкг \cdot л^{-1}$ и прекращается соответственно на 15-е и 20-е сутки, что идентично уменьшению численности клеток указанных видов водорослей в тех же временных пределах. Близкий характер реакции отмечается и для первичной продукции морских акваторий при загрязнении соединениями свинца [Патин, 1979]. Подтверждением существования стимулирующих эффектов является то, что при концентрации ионов свинца в среде менее 0,1 $мг \cdot л^{-1}$ отмечается обильное развитие беспозвоночных, а также водных растений [Метелев и др., 1971].

Таким образом, изменение параметров светоизлучения в ходе воздействия свинца на одноклеточные водоросли близко к эффектам, отмечаемым на уровне таких важных для жизнедеятельности процессов, как интенсивность фотосинтеза, возрастание численности клеток и первичная

продукция. Однако, реакция свечения, видимо, является более чувствительным индикатором свинцовой интоксикации. В данном случае присутствие свинца как микроэлемента, видимо, и способствует повышению интенсивности протекания основных метаболических реакций. При избыточном содержании этого элемента, как показывают литературные данные, отмечается повреждающее воздействие его ионов, приводящее к изменению осмотического давления в клетке и последующему ее лизису [Ribarov et al., 1982].

Медь.

Соединения меди представляют значительную опасность для населения водоемов, однако загрязнение его в настоящий момент носит преимущественно региональный характер [Губанов и др., 2008; Миронов и др., 2003; Патин, 1979; Спозито, 1993]. В большинстве случаев соединения меди поступают в морскую среду после их использования в сельском хозяйстве в качестве ядохимикатов либо микроудобрений [Шимкус и др., 1994]. Изолированному действию соединений меди на гидробионтов, а также изменениям, вызываемым этим элементом в повышенных концентрациях, посвящено достаточное количество публикаций [Гнубкин, Семенов, 1994; Мошаров и др., 2009].

Установлено, что соли меди при высоких концентрациях оказывают на гидробионтов вяжущее, раздражающее и прижигающее действие, а в низких — инактивируют дыхательные ферменты. При снижении жесткости воды, температуры и содержания O_2 токсичность меди возрастает [Васильков, 2005]. При синергичном взаимодействии меди с некоторыми другими металлами, например, с цинком, кадмием и свинцом, происходит усиление токсического эффекта [Васильков, 2005; Клишко и др., 2007; Метелев и др., 1971; Текуцкая и др., 1999; Prosi, 1996]. Для гидробионтов более токсичны хорошо растворимые в воде хлориды, нитраты и сульфаты меди.

В экспериментах с *N. scintillans* добавление в сосуды с организмами сульфата меди снижало энергетические параметры свечения в первые часы (рис. 76). При концентрации его $1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ отмечено полное прекращение светоизлучения на 7-е сутки экспозиции. Даже при небольших дозах ($10 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) наблюдалось снижение энергетических характеристик биолюминесценции до 50%. Продолжительность светоизлучения клеток водорослей вначале увеличивается, а затем сокращается (рис. 76).

Приведенные данные позволяют считать токсическими концентрациями соединений меди десятки $\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$, что согласуется с данными, полученными с помощью других тестов. Наши данные близки к результатам, полученным при изучении влияния соединений меди на относительную численность клеток *D. brightwellii* и *G. fissum* [Патин, 1979]. Как известно, катионы меди выступают в роли сильных ингибиторов клеточного метаболизма, что, видимо, и находит отражение в изменении скорости деления клеток и в снижении биолюминесценции, являющейся одним из звеньев общего метаболического цикла организма

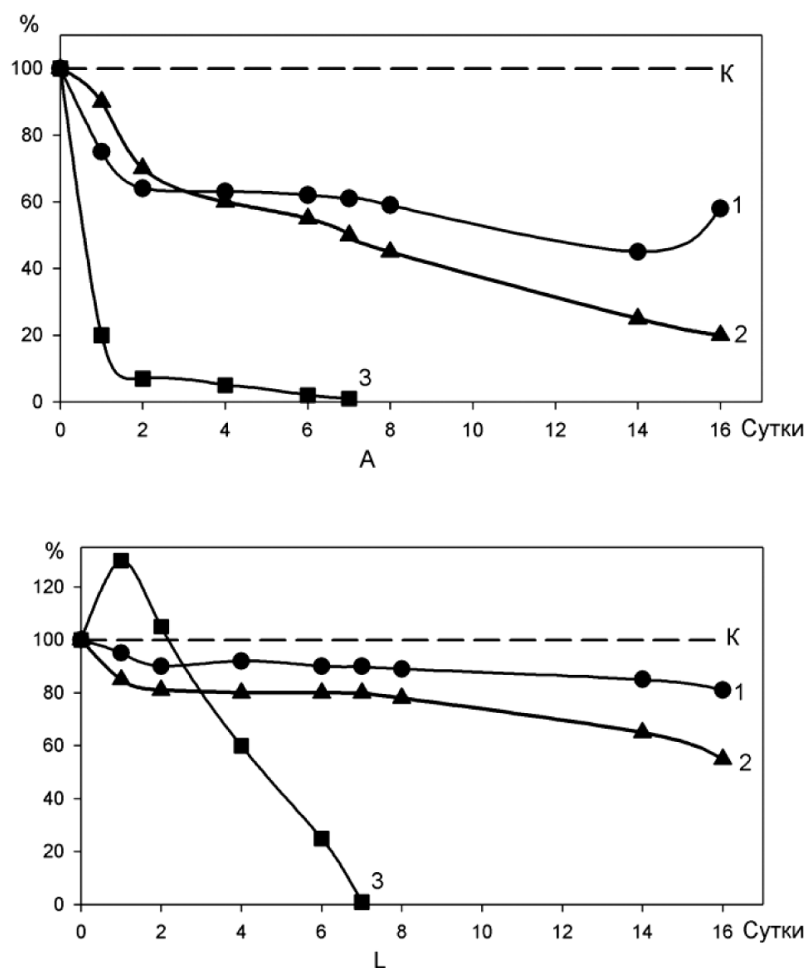


Рис. 76. Изменение продолжительности (L) и амплитуды (A) вспышек *N. scintillans* при экспозиции в среде, содержащей CuSO_4 :
1 – 10 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$; 2 – 100 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$; 3 – 1000 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$

Ртуть.

Наиболее сильную опасность для жизнедеятельности морских организмов и популяции в целом представляют соединения ртути. Распространенность этого токсиканта следует отнести к глобальной [Патин, 1979]. Спецификой воздействия соединений ртути на живые организмы является ярко выраженный синергический эффект взаимодействия с другими металлами и анионами. Уже единицы микрограмм заметно влияют на фотосинтетическую активность водорослей, дыхание рыб, численность клеток фитопланктона [Метелев и др., 1971; Патин, 1979].

Характер изменения параметров свечения напоминает таковой при воздействии меди, однако чувствительность биолюминесцентной системы к ионам ртути существенно выше (рис. 77). Так, при концентрации сулемы (HgCl_2) 1000 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ светозлучение полностью прекращается к исходу первых 3 ч. При концентрации 100 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ амплитуда светозлучения составляет лишь 35% уровня контроля. Достоверные изменения в энергетических пара-

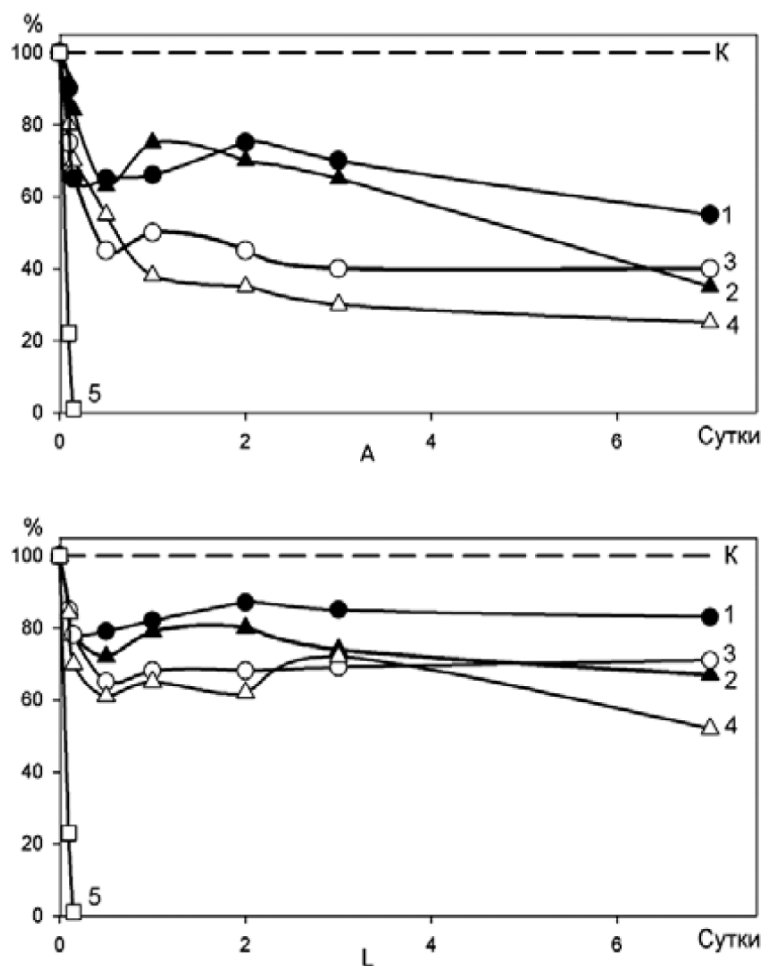


Рис. 77. Динамика изменения продолжительности (L) и амплитуды (A) вспышек *N. scintillans* при экспозиции в среде, содержащей $HgCl_2$:
1 – 0,1 мкг·л⁻¹; 2 – 1 мкг·л⁻¹; 3 – 10 мкг·л⁻¹; 4 – 100 мкг·л⁻¹; 5 – 1000 мкг·л⁻¹

метрах вспышек фиксируются и при наименьших использованных концентрациях (0,1 мкг·л⁻¹). Как и в случае, указанном для катионов Cu^{2+} , в первые моменты воздействия (до 1 ч) амплитуда вспышек ночесветки при действии ртути увеличивается и может отличаться от контроля до 2,5 раз (рис. 77). Однако, уже к исходу 1 ч преобладает ингибирование, степень которого находится в прямой зависимости от концентрации вещества.

При сравнении наших и литературных данных выявлено аналогичное действие соединений ртути на численность клеток *Gyrodinium fissum* и *Nephrochloris salina* в многосуточных опытах. Можно отметить аналогичный характер воздействия ртути на биоллюминесценцию и первичную продукцию в Балтийском и Красном морях [Патин, 1979].

Как известно, катионы ртути относятся к веществам, блокирующим сульфгидрильные и аминные группы белков. Это, в частности приводит и к ингибированию ферментативных процессов [Уэбб, 1966]. Основная масса реакций в клетках водорослей, в том числе и определяющих биоллюминес-

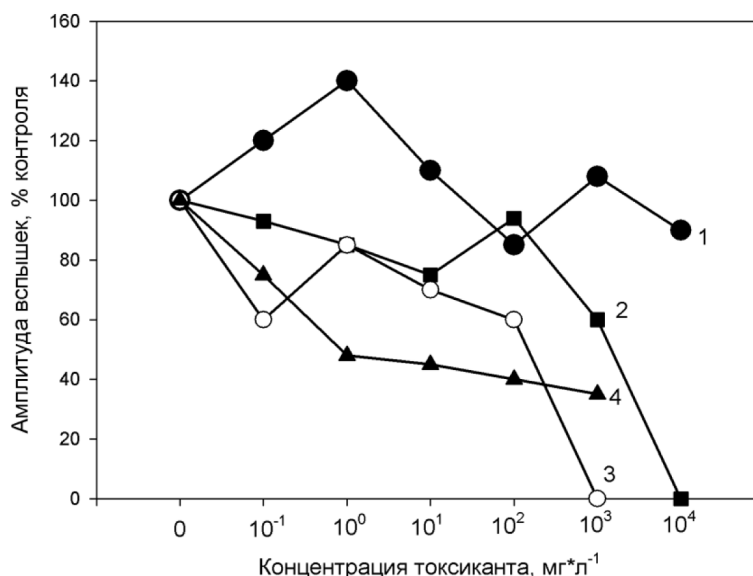


Рис. 78. Действие ионов свинца (1), меди (2), ртути (3) и цинка (4) на амплитуду излучения ночесветки при экспозиции 1 сут.

ценцию, относятся к числу ферментативных, что, видимо, и находит отражение в снижении контролируемых функций.

Описанные выше результаты влияния тяжелых металлов на светоизлучение черноморской ночесветки удобно представить в сравнительном аспекте. На рис. 78 демонстрируется степень токсичности различных катионов металлов в зависимости от характера подавления ими реакции биолюминесценции за 1 сут на одном организме — *N. scintillans*.

В итоге результаты экспериментов можно представить в виде следующего ряда металлов по возрастающей степени их воздействия на свечение ночесветки:



Полученная закономерность существенно отличается от приведенной для наиболее токсичных тяжёлых металлов у более высокоорганизованных гидробионтов, например, моллюсков [Клишко и др., 2007]. На наш взгляд это объясняется совершенно различной природой и, соответственно, механизмом наблюдаемых явлений.

Процесс воздействия тяжелых металлов на светоизлучение черноморской ночесветки можно рассматривать как пример внешнего воздействия на систему «черного ящика» с выходом в виде сигнала биолюминесценции. Закономерности между входом и выходом, а также их динамикой во времени отмечены выше. В большинстве случаев возникает отказ по функции [Гродзинский, 1983, 1989], приводящий к снижению эффективности функционирования системы светоизлучения в целом. Рассматривая характер подавления свечения с момента интоксикации, можно проследить пути формирования отказа в системе биолюминесценции.

Процесс биолюминесценции у перидиниевых водорослей связан с деятельностью специфических образований типа сцинциллонов, локализованных в приповерхностных слоях цитоплазмы. Считается, что эмиссия квантов света происходит в ответ на протонный сдвиг, возникающий при снижении pH; последнее происходит в момент диффузии катионов водорода из примембранных слоев в сцинциллоны [Eckert, Reynolds, 1965, 1967]. В свою очередь, указанная диффузия, видимо, инициируется проходящим (пробегающим) потенциалом действия, возникающим при раздражении организма извне. Таким образом, ионы водорода выступают посредником между потенциалом действия и световым сигналом [Nawata, Sibaoka, 1979]. В самом сцинциллоне ионы водорода вызывают освобождение медиатора, что приводит к его взаимодействию с субстратом и последующей эмиссии света. Таков, предположительно, механизм функционирования светоизлучательной системы ноктилюки.

Б. Силверберг [Silverberg, 1975] на примере некоторых диатомовых водорослей показал, что при избытке тяжелых металлов в среде они аккумулируются в приповерхностных слоях наружных мембран клеток. Присутствие катионов металлов здесь вызывает дегенеративные изменения структуры мембран. Так, уменьшение интенсивности сверхслабого свечения водных растений при действии солей тяжелых металлов связано с разрушением липопротеиновых структур, составляющих основу клеточных мембран [Кочетов, Тарусов, 1975]. Таким образом, вызываемая металлами деформация мембранных слоев, видимо, может влиять и на систему локализуемых здесь сцинциллонов. Изменение физиологического состояния, например ухудшение (достаточно неопределенный термин) клеток, вызывает уменьшение числа сцинциллонов и, как следствие, снижение эмиссии света [Eckert, Reynolds, 1967; Njus, Swift, 1979].

С другой стороны, помимо количественного изменения числа источников биолюминесценции и нарушения примембранных слоев происходит подавление активности энзимов [Уэбб, 1966]. Реакция биолюминесценции у ночесветки является следствием функционирования фермент-субстратного комплекса, результатом которого является возникновение нестабильной компоненты, распадающейся с излучением кванта света. Скорость протекания такой реакции существенно зависит от скорости ферментативного окисления субстрата – люциферина. Подавление ферментативной активности в присутствии тяжелых металлов отмечалось в гомогенатах и у живых форм [Уэбб, 1966; Hastings, Bode, 1962; Okamoto et al., 1999].

5.4.2. Реакция ктенофор на воздействие тяжёлых металлов

После достаточно обстоятельных исследований влияния тяжёлых металлов на функциональное состояние одноклеточного планктона важной задачей нашей работы явилось исследование воздействия тяжёлых металлов на изменение характеристик биолюминесценции зоопланктона, в качестве

которого нами использовались наиболее «яркие» его представители в Чёрном море с точки зрения интенсивности светоизлучения – гребневики *M. leidy* и *B. ovata* [Mashukova, Tokarev, 2013].

Выбору именно этих объектов исследований способствовало несколько обстоятельств. Прежде всего – наличие у них биолюминесценции позволяло проводить анализ функционального состояния этих организмов по аналогичным с одноклеточным планктоном параметрам [Haddock. Case, 1995; Tokarev et al., 2007]. Кроме того, в литературе отсутствуют сведения об исследовании влияния тяжёлых металлов на светоизлучение ктенофор. И, наконец, выбор этих объектов диктовался беспрецедентным вниманием научного сообщества к данным ктенофорам-вселенцам, чьё появление в Чёрном море привело к существенной перестройке трофической структуры его планктонного сообщества [Заика, 2005; Заика, Сергеева, 1990; Заика и др., 2014; Ковальчук, 1996].

Эта задача решалась с использованием солей тяжёлых металлов: CuSO_4 , ZnCl_2 , PbCl_2 и HgCl_2 , воздействие которых на одноклеточный планктон наиболее убедительно и подвергает риску дестабилизации ряд локальных акваторий Чёрного моря [Доценко и др., 1995; Омельченко и др., 2007; Шулькин, Мощенко, 2000]. Установленные для исследуемых элементов ПДК по порядку величин близки к среднему содержанию их в морских водах [Ежегодник, 2009; Скрипник и др., 2002]. В соответствии с известными рекомендациями, нами исследовано 3 уровня содержания данных металлов: 0,1 ПДК, ПДК и 10 ПДК [Беспамятнов, Кротов, 1985; Перечень предельно допустимых..., 1995].

Воздействие меди

Гребневиков разделяли на 3 группы в зависимости от концентрации ТМ: 1 – особи, содержащиеся при 0,1 ПДК меди, 2 – ПДК и 3 – 10 ПДК [Ежегодник, 2009]. Эксперименты проводили при температуре $20 \pm 1^\circ\text{C}$. Результаты исследования влияния ионов меди на биолюминесценцию *M. leidy* показали вариабельность характеристик свечения гребневиков в зависимости от концентрации металла и продолжительности экспозиции ктенофор (рис. 79).

Во всех экспериментальных группах амплитуда светоизлучения гребневика сначала нарастает, затем спадает с увеличением времени экспозиции. При воздействии малых концентраций меди в первые часы экспозиции интенсивность свечения практически не отличается от контроля, составляя $331,89 \pm 16,59 \cdot 10^8$ квант $\cdot\text{с}^{-1}\cdot\text{см}^{-2}$ при химической и $242,29 \pm 12,11 \cdot 10^8$ квант $\cdot\text{с}^{-1}\cdot\text{см}^{-2}$ при механической стимуляции. Через 3 ч экспозиции амплитуда сигналов в 1-й экспериментальной группе достигает значений, превышающих контроль в 1,5 – 2 раза ($p < 0,05$).

При суточной экспозиции значения амплитуды свечения гребневиков, содержащихся при 0,1 ПДК, несколько снижаются, оставаясь, однако, выше контрольных и составляя $46,08 \pm 2,3 \cdot 10^8$ квант $\cdot\text{с}^{-1}\cdot\text{см}^{-2}$ при химической и $42,86 \pm 2,13 \cdot 10^8$ квант $\cdot\text{с}^{-1}\cdot\text{см}^{-2}$ при механической стимуляции. Интенсивность свечения гребневиков, содержащихся при предельно допустимых концентрациях

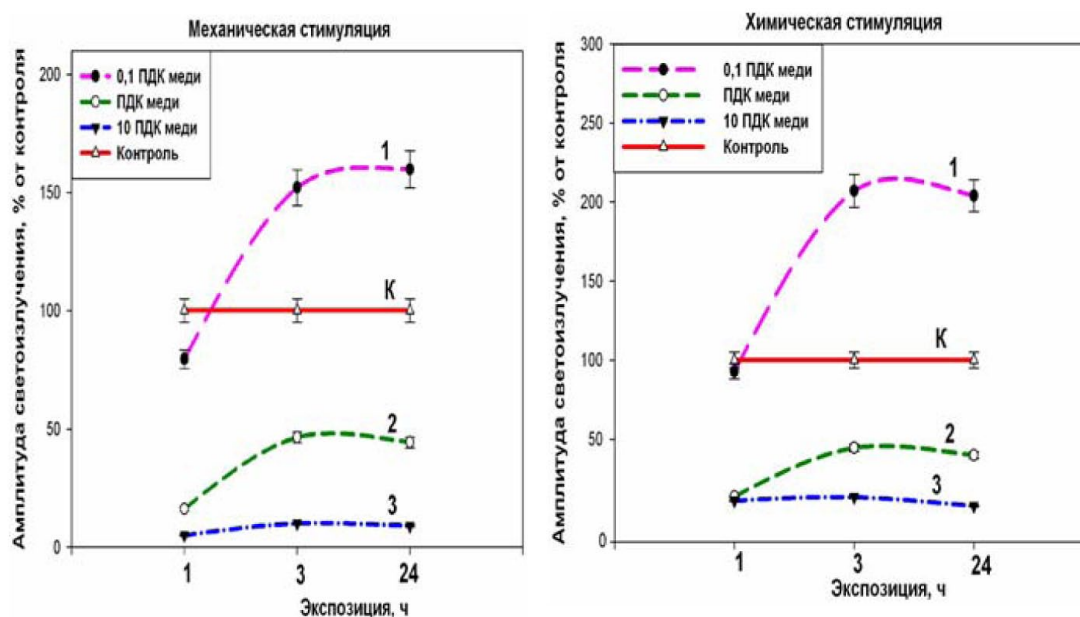


Рис. 79. Интенсивность светозлучения гребневику *M. leidy* при воздействии ионов меди в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

меди, в первые часы при обоих методах стимуляции в 6 раз ниже контроля ($p < 0,05$).

Данная тенденция сохраняется с увеличением времени экспозиции. Так, через 3 и 24 ч значения интенсивности свечения гребневика данной группы в 2 раза ниже контрольных ($p < 0,05$).

Самые низкие значения амплитуды свечения зарегистрированы при содержании *M. leidy* при 10 ПДК меди. При этом интенсивность свечения особей с увеличением времени экспозиции от 1 до 24 ч снижается почти в 10 раз. Так через 1 ч экспозиции амплитуда свечения гребневику составляет $28,84 \pm 1,3 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при химической и $20,83 \pm 1,03 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при механической стимуляции, что в 20 раз ниже таковой в контроле. Через сутки интенсивность свечения *M. leidy* данной группы достигает своего минимума, составляя $2,75 \pm 0,13 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при химической и $2,61 \pm 0,12 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при механической стимуляции, что в 11 раз ниже контрольных значений.

Ещё более значительную вариабельность в зависимости от концентрации реагента можно наблюдать в значениях энергии биоллюминесценции (рис. 80). Так, энергетические показатели, так же как и амплитуда сигналов, через 3 ч экспозиции сначала нарастают, а затем через сутки снижаются. Самые высокие значения энергии свечения зарегистрированы у гребневику, содержащихся при малых концентрациях меди, особенно в первые часы экспозиции: до $276,13 \pm 12,8 \cdot 10^8$ и $190,67 \pm 9,5 \cdot 10^8$ квант·см⁻² при химической и механической стимуляциях соответственно.

Значения энергии светозлучения гребневику, содержащихся при ПДК этого металла, в первые часы в 8–9 раз ниже контрольных ($p < 0,05$), а через сутки составляют $9,64 \pm 0,47 \cdot 10^8$ квант·см⁻² при химической и $8,97 \pm$

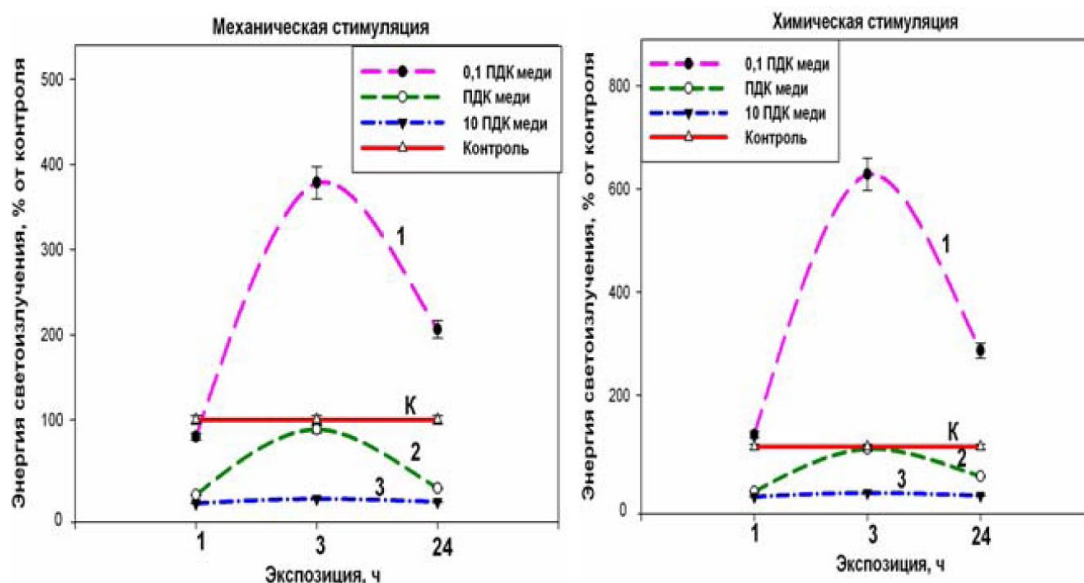


Рис. 80. Энергия светоизлучения гребневиков *M. leidy* при воздействии ионов меди в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

$0,44 \cdot 10^8$ квант·см⁻² при механической стимуляции. Минимальные показатели энергии свечения: $6,98 \pm 0,33 \cdot 10^8$ квант·см⁻² при химической и $4,32 \pm 0,21 \cdot 10^8$ квант·см⁻² при механической стимуляции регистрируются у особей 3 группы, содержащихся при 10 ПДК.

Экспозиция гребневиков *M. leidy* при различных концентрациях меди существенно сказывается также и на продолжительности их светоизлучения (рис. 81).

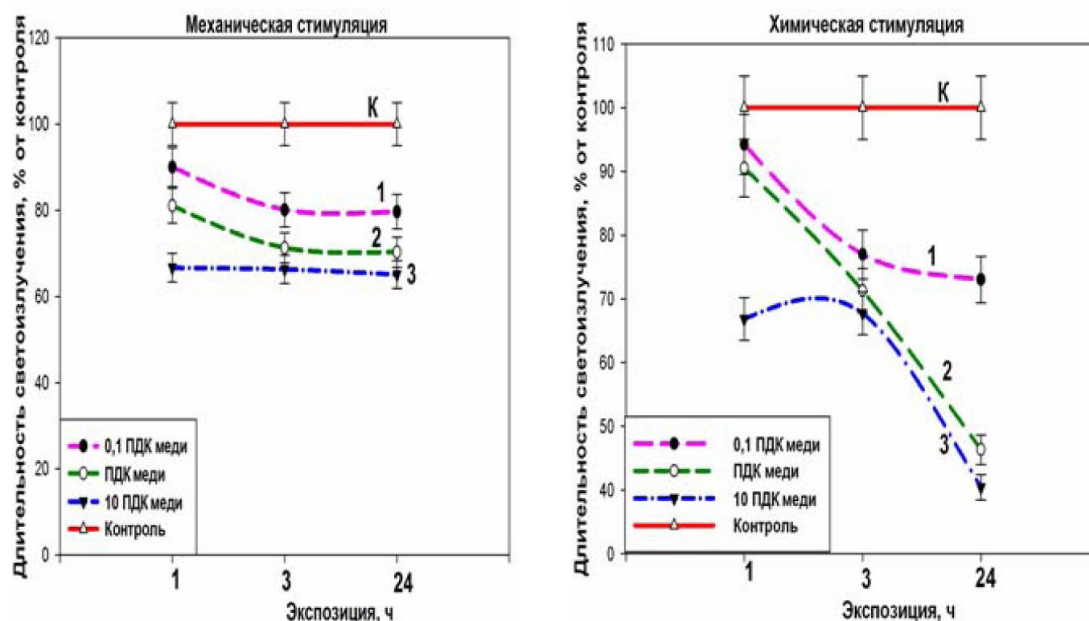


Рис. 81. Длительность светоизлучения гребневиков *M. leidy* при воздействии ионов меди в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

Так, наиболее продолжительные сигналы регистрировались у гребневиков, содержащихся при низких концентрациях меди, – до 3,58 с при химической и 3,06 с при механической стимуляции, всегда оставаясь ниже контроля. Во всех экспериментальных группах длительности сигналов сокращаются с увеличением времени экспозиции. Наиболее короткие сигналы зарегистрированы у ктенофор при 10 ПДК меди: при химической стимуляции длительность свечения в первые часы экспозиции составляла 2,56 с, через сутки – только 1,44 с.

Значительное влияние ионов меди зафиксировано на параметры биолюминесцентных сигналов свежевывловленных гребневиков *B. ovata* [Машукова, Токарев, 2012]. Так, значения амплитуды светоизлучения ктенофор значительно варьировали в зависимости от концентрации и продолжительности экспозиции в растворе с данным металлом (рис. 82). Содержание гребневиков уже при концентрациях меди, равных ПДК, при механической стимуляции снижает энергетические параметры свечения в первые часы в 2 раза, составляя не более 50 % от контроля. Через 3 ч экспозиции при данной концентрации металла интенсивность свечения гребневиков снижается в 3 раза ($p < 0,05$) по сравнению с контролем, и через сутки достигает минимальных значений, – в 3 раза ($p < 0,05$) ниже таковых в контрольной группе.

При малых концентрациях меди интенсивность светоизлучения организмов при механической стимуляции (рис. 83) в первые часы приближается к контролю, составляя 97,69%, однако через 3 ч амплитуда сигнала нарастает, достигая максимума и составляя 251,6%. Через сутки экспозиции показатели интенсивности снижаются, практически не отличаясь от контроля. При химической стимуляции амплитуда сигналов при концентрации

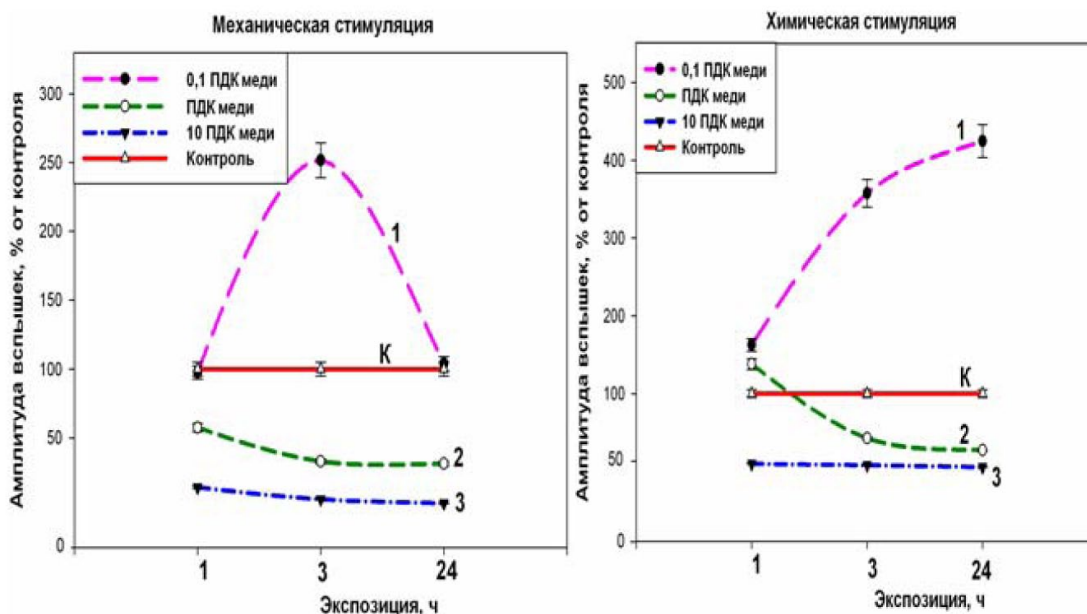


Рис. 82. Интенсивность светоизлучения гребневиков *B. ovata* при воздействии ионов меди в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

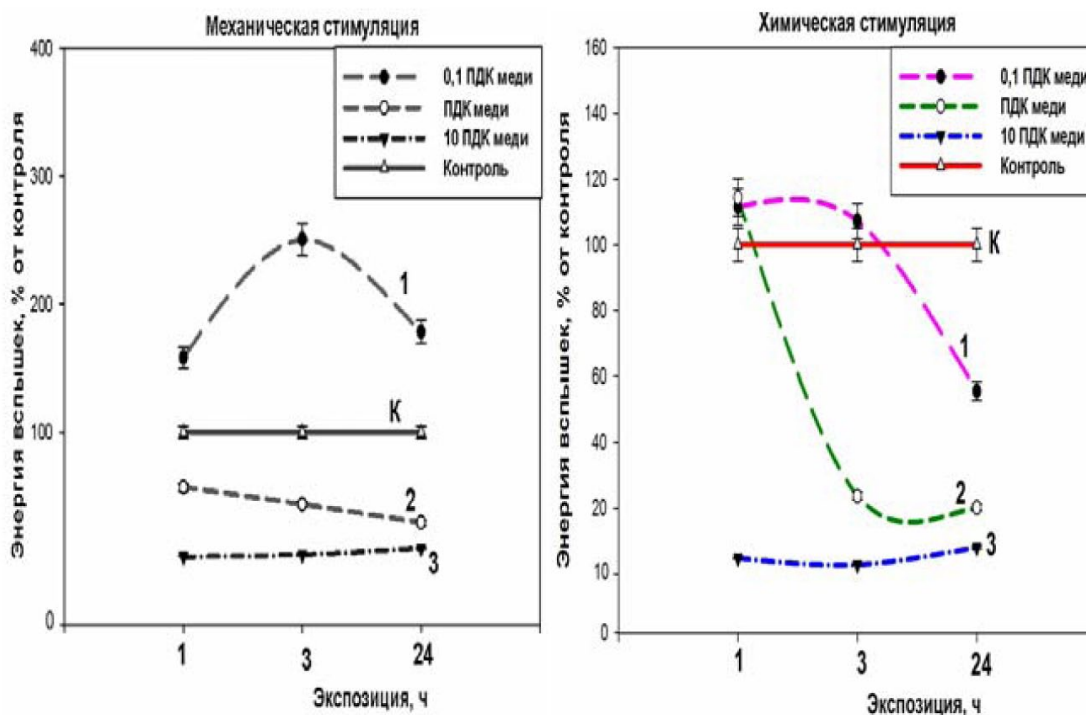


Рис. 83. Энергия светозлучения гребневиков *B. ovata* при воздействии ионов меди в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

меди 0,1 ПДК в первый час экспозиции составляет 162,61% от контроля, через 24 ч она максимальна – до 424,74%, что в 4 раза выше значений в контроле.

При высоких концентрациях меди (10 ПДК) амплитуда светозлучения гребневиков в первые часы составляет при механической стимуляции только 2,25%, а при химической – 7,74% от контроля. Вместе с тем, с увеличением времени экспозиции в растворе с высокой концентрацией меди амплитуда светозлучения особей практически не изменяется, оставаясь значительно ниже контроля: при механической стимуляции – 13,86%, при химической – 9,5% от контроля ($p < 0,05$).

Аналогичная ситуация наблюдается с влиянием ионов меди на энергию и длительность светозлучения ктенофор (рис. 83, 84). Так, максимальные значения энергии светозлучения у особей, содержащихся при минимальных концентрациях меди, регистрируются в первые часы, составляя 158,47% при механической и 107,25% при химической стимуляции, а при высоких концентрациях меди происходит снижение этого параметра до минимальных значений – 4,85% при механической и 2,83 % при химической.

Наиболее продолжительные сигналы гребневиков (рис. 83) в первые часы экспозиции наблюдаются при минимальных концентрациях меди, оставаясь несколько ниже, чем в контроле, – при механической стимуляции – 86,28% от контроля, при химической – 98,07% от контроля. Самые непродолжительные сигналы регистрировались у особей, содержащихся при 10 ПДК меди.

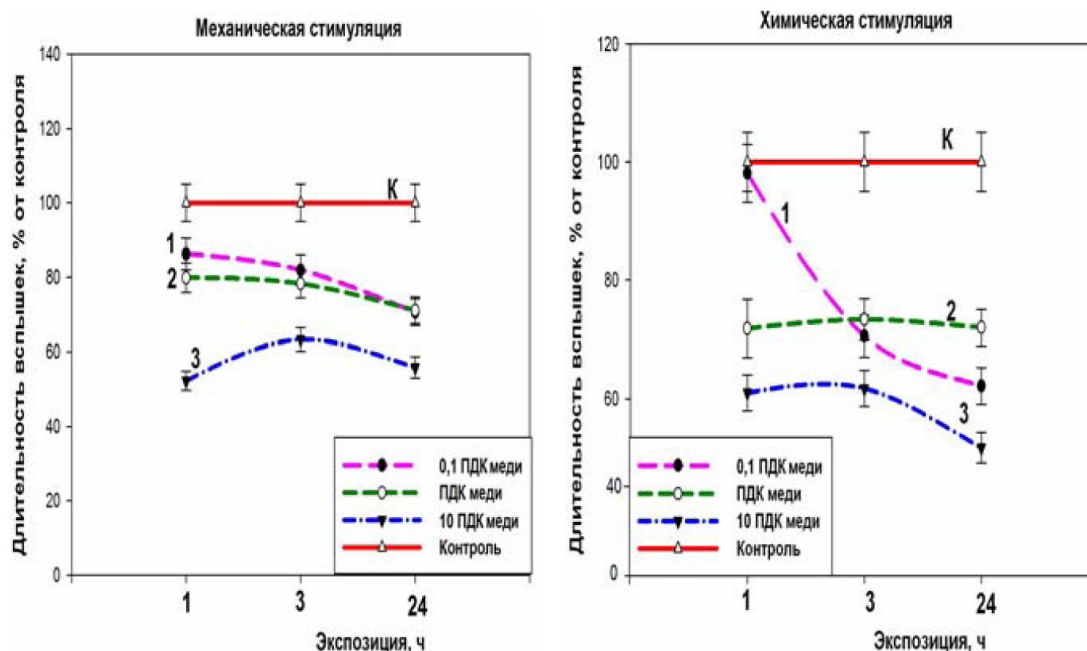


Рис. 84. Длительность светового излучения гребневиков *V. ovata* при воздействии ионов меди в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

Максимальные значения амплитуды и энергии светового излучения *M. leidyi* и *V. ovata* при 0,1 ПДК меди свидетельствуют о воздействии этого токсиканта на процессы жизнедеятельности гребневиков [Куценко, 2002]. Однако при увеличении концентрации реагента интенсивность и энергия светового излучения гребневиков снижаются. Подобное действие соединений меди на показатели жизнедеятельности других гидробионтов и планктонные сообщества в целом отмечено в ряде публикаций [Васильков, 2005; Выскушенко, 2001; Гнубкин, Семенов, 1994; Камардин и др., 2010; Цыгулина, Поликарпов, 2004]. Показано, в частности, что при минимальных добавках меди ($5 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) в фитопланктонном сообществе наблюдается увеличение первичной продукции по биомассе, а при максимальных ($50 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) – резкое снижение общей продукционной способности фитопланктона [Мошаров и др., 2009].

У различных живых организмов (членистоногих, червей, простейших, бактерий и т.д.) отмечалось подавление ферментативной активности в присутствии тяжёлых металлов [Кириллова и др., 2005; Куценко, 2002; Скрипник и др., 2002; Hastings, 1983 a,b; Webb, 1975]. При этом токсические эффекты тяжёлых металлов проявляются при непосредственном контакте гидробионтов даже с небольшими концентрациями соединений [Tokarev et al., 2007].

У морского моллюска *Littorina littorea* выявлено действие меди не только на его периферические рецепторные осфрадиальные органы, но и на связанную с ними кардиосистему. При этом малые и кратковременные концентрации ТМ увеличивали частоту сердечных сокращений (ЧСС) моллюска, а высокие, особенно при длительном воздействии, снижали, тем самым активизируя нервные и биохимические процессы для детоксикации вредного вещества [Камардин и др., 2010].

Известно, что поступление во внешнюю среду ионов меди и ртути приводит к дегенеративным изменениям в мембранах, ответственных за энергетические процессы в организме [Куценко, 2002]. Это отрицательно сказывается на физиологическом состоянии организмов и сопровождается изменением амплитуды светоизлучения гребневи́ков.

Воздействие цинка

Распространение соединений цинка в Мировом океане, как и меди, носит региональный характер [Иванов и др., 2006]. В водоёмах цинк присутствует в виде растворимых солей, нерастворимых гидроокисей и адсорбированным на взвешенных частицах [Васильков, 2005]. Ядовитые свойства цинка обусловлены, в основном, ионами гидроокиси и карбонатов. При увеличении жёсткости, солёности и взвешенных частиц его токсичность снижается, так как в этих случаях растворимость солей цинка уменьшается. Для зоопланктона токсичными являются $0,08 \text{ мг Zn} \cdot \text{л}^{-1}$ и выше [Васильков, 2005].

Средняя повреждающая концентрация соединений цинка для большинства гидробионтов составляет $0,3 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$, однако с рядом металлов, например медью и никелем, может проявляться синергическое действие [Клишко и др., 2007; Метелев и др., 1971]. Кроме того, цинк способен аккумулироваться в ряде гидробионтов [Земков, Журавлева, 2004] и вызывать у них как острые, так и хронические отравления [Васильков, 2005]. В наших экспериментах использовали хлорид цинка в следующих концентрациях: $0,005$, $0,05$ и $0,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$

Результаты исследования показали значительную изменчивость параметров биолюминесценции *M. leidy* в зависимости от концентрации цинка и длительности экспозиции ктенофор в растворе с данным ТМ. Так, существенно изменяются показатели амплитуды светоизлучения (рис. 85), ин-

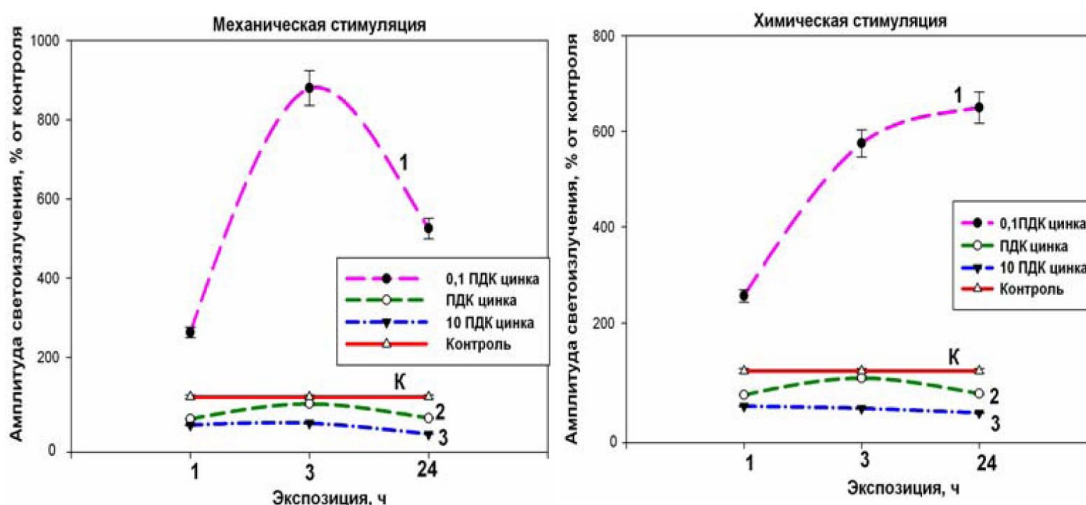


Рис. 85. Интенсивность светоизлучения гребневи́ков *M. leidy* при воздействии ионов цинка в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

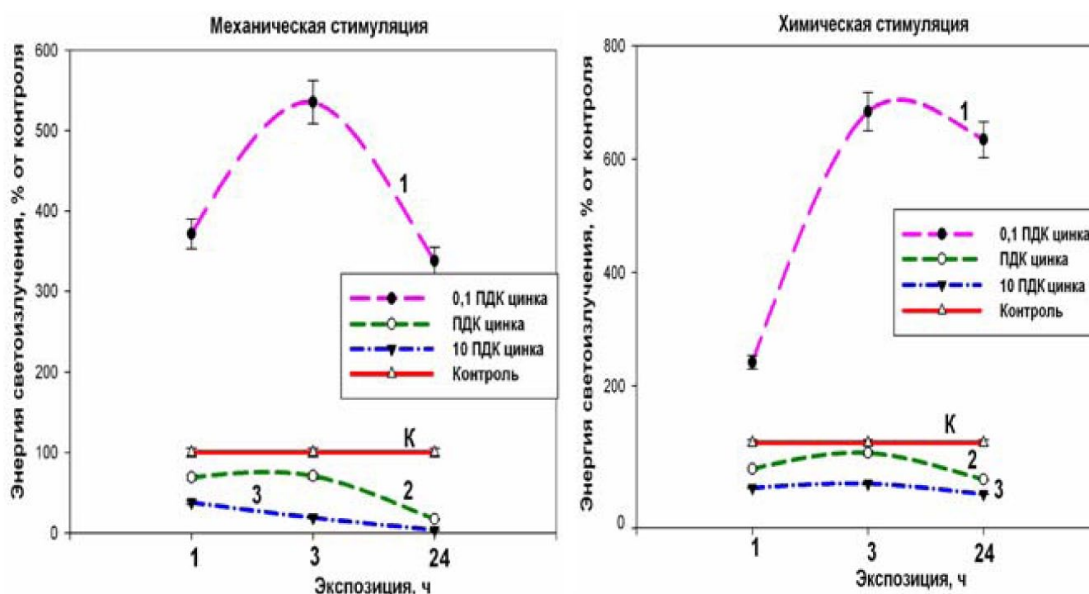


Рис. 86. Энергия светоизлучения гребневиков *M. leidy* при воздействии ионов цинка в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

тенсивность светоизлучения данной экспериментальной группы при непродолжительной экспозиции (1 ч) в 2–3 раза превышает контроль, а через 3 ч нарастает, превышая значения в контроле в 6 раз ($p < 0,05$). При более длительной экспозиции (24 ч) интенсивность свечения гребневиков данной группы достигает своего максимума, составляя при химической стимуляции $1383,06 \pm 69,15$ квант·с⁻¹·см⁻². При увеличении концентрации цинка интенсивность свечения гребневиков снижается, достигая минимума при суточной экспозиции гребневиков при 10 ПДК, $-8,97 \pm 0,43 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при химической и $2,75 \pm 0,12 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при механической стимуляциях. Показатели энергии светоизлучения гребневиков сначала нарастают, а затем с увеличением времени экспозиции снижаются во всех экспериментальных группах (рис. 86).

Наиболее высокие значения энергии светоизлучения наблюдаются у особей, содержащихся при низких концентрациях цинка, с максимумом после 3-часовой экспозиции: до $1236,39 \pm 61,72 \cdot 10^8$ квант·см⁻² при химической и $915,76 \pm 44,76 \cdot 10^8$ квант·см⁻² при механической стимуляциях. Минимальная энергия светоизлучения регистрировалась при 10 ПДК цинка как через 1 ч экспозиции (до $103,75 \pm 5,17 \cdot 10^8$ квант·см⁻² при химической и $93,21 \pm 4,6 \cdot 10^8$ квант·см⁻² – при механической стимуляции), так и через сутки. При этом они были в 11 раз при химической и 29 раз при механической стимуляции ниже значений в контроле ($p < 0,05$).

Длительность светоизлучения гребневиков также варьирует в зависимости от концентрации реагента и времени экспозиции (рис. 87). Более продолжительные сигналы зарегистрированы у гребневиков, содержащихся при 0,1 ПДК, однако в первые часы её значения на 0,57 с, а при суточной экспозиции в 1,5 раза ($p < 0,05$) ниже таковых в контроле. Самые

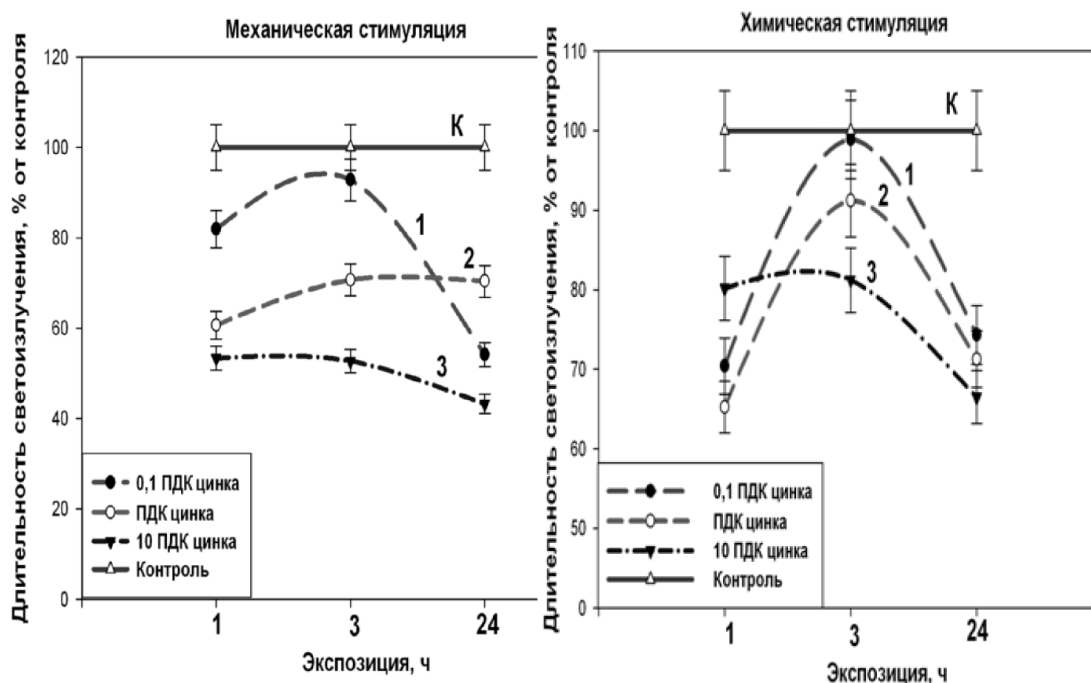


Рис. 87. Длительность светозлучения гребневиков *M. leidy* при воздействии ионов цинка в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

короткие сигналы регистрировались при суточном содержании гребневиков при 10 ПДК: $1,67 \pm 0,07$ с при химической и $1,16 \pm 0,04$ с при механической стимуляции.

Таким образом, ответная реакция биолуминесцентной системы при воздействии цинка напоминает таковую при действии на *M. leidy* меди. Однако стимулирующее действие цинка на биолуминесценцию *M. leidy* сильнее, в результате чего интенсивность свечения гребневиков, содержащихся при небольшой концентрации цинка, в 3,5 раза при механической и в 5,5 раза ($p < 0,05$) при химической стимуляции выше аналогичных значений при действии меди.

Результаты воздействия хлорида цинка на биолуминесценцию *B. ovata* также выявили вариабельность её параметров (рис. 88). Так, интенсивность светозлучения гребневиков, содержащихся в эксперименте при минимальной концентрации (0,1 ПДК цинка), в первые часы экспозиции практически не отличалась от контроля, достигая $757,40 \pm 37,87 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² – при механической стимуляции и $502,13 \pm 24,10 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² – при химической. С увеличением времени воздействия интенсивность светозлучения гребневиков данной группы увеличивалась и через 3 ч экспозиции в 3 раза, а через сутки – в 8 раз ($p < 0,05$) превышала таковую в контроле. Интенсивность свечения особей, содержащихся при ПДК цинка, в первые часы практически не отличается от контроля, особенно при механической стимуляции, однако с увеличением времени экспозиции интенсивность свечения снижается, оставаясь, при этом, в 2 раза выше значений амплитуды в контроле ($p < 0,05$). Увеличение концентрации цинка до

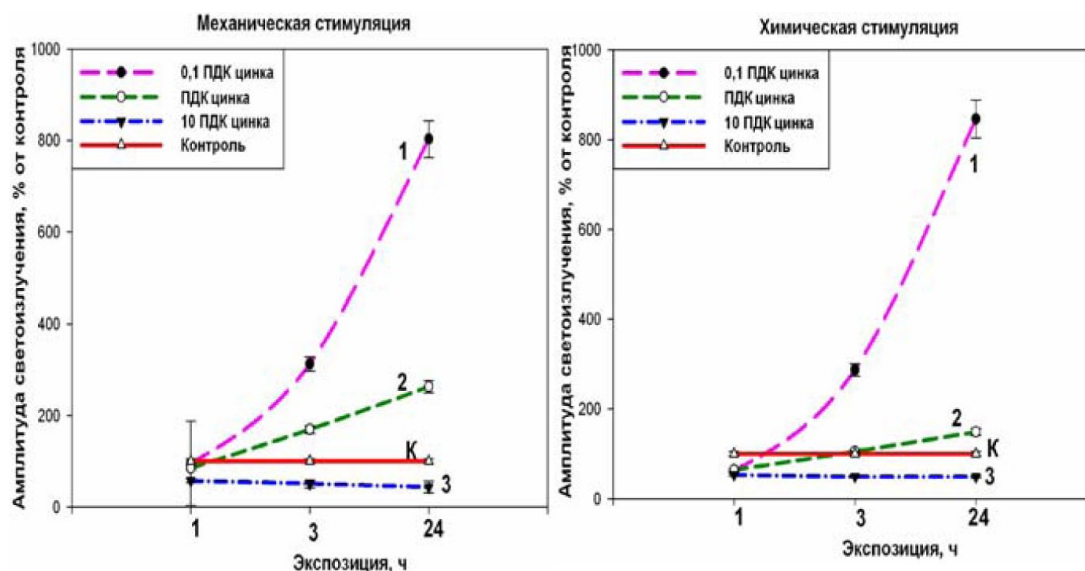


Рис. 88. Интенсивность светозлучения гребневиков *B. ovata* при воздействии ионов цинка в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

0,5 мг·л⁻¹ приводит к снижению показателей свечения гребневиков в 2 раза по сравнению с контролем ($p < 0,05$). Такая закономерность отмечается на всём протяжении экспозиции, поэтому при суточной экспозиции интенсивность свечения гребневиков данной экспериментальной группы достигает минимальных значений – до $9,22 \pm 0,43 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻².

Длительность вспышек (рис. 89) так же, как и в экспериментах с медью, испытывает существенные отклонения от контроля, однако в целом с

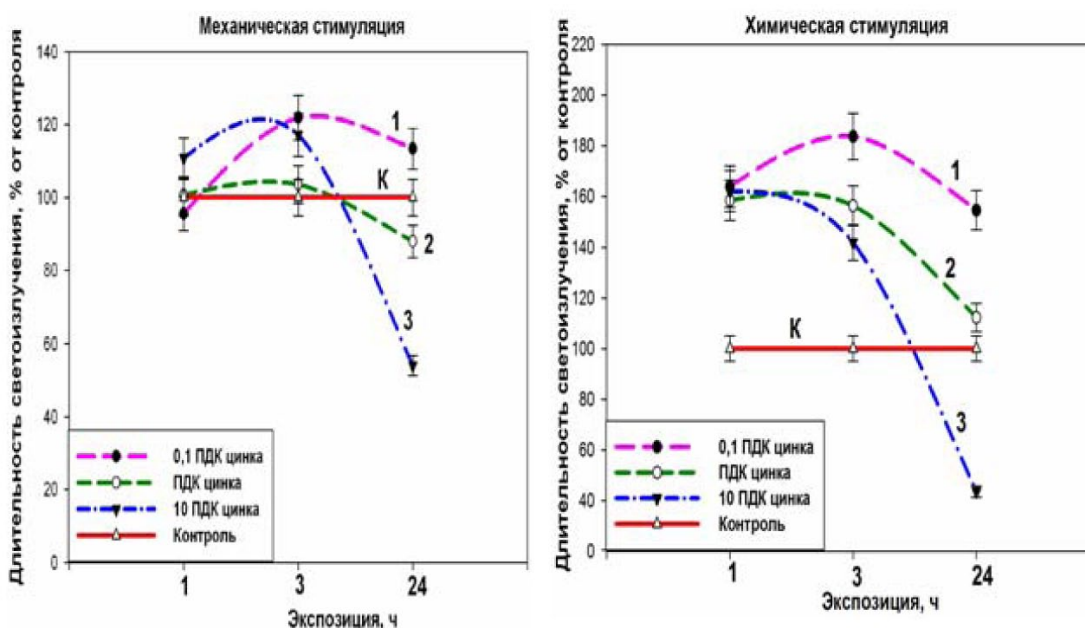


Рис. 89. Длительность светозлучения гребневиков *B. ovata* при воздействии ионов цинка в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

увеличением времени экспозиции во всех экспериментальных группах она снижается.

При этом наиболее продолжительные сигналы регистрировались при низких концентрациях цинка, составляя в первые часы $2,63 \pm 0,12$ с при химической и $2,28 \pm 0,11$ с при механической стимуляции. Через 3 ч экспозиции длительность светоизлучения гребневи́ков данной группы нарастала, составляя $2,98 \pm 0,14$ с при химической и $2,81 \pm 0,14$ с при механической стимуляции, что на 0,52 и 0,59 с, соответственно, превышало длительность свечения контроля.

У гребневи́ков, содержащихся при ПДК цинка, время светоизлучения при химической стимуляции уже через 1 ч экспозиции на 0,43 с превышало аналогичные значения в контроле, а через сутки – снижалось, оставаясь в 1,5 раза выше контроля. Наиболее короткие сигналы зарегистрированы у гребневи́ков, содержащихся при 10 ПДК, составляя в первые часы $1,17 \pm 0,05$ с при химической и $0,46 \pm 0,02$ с при механической стимуляции и снижаясь через 24 ч в 3–4 раза.

Характер воздействия цинка на изменчивость параметров биолюминесценции гребневи́ков *B. ovata* напоминает, как и в экспериментах с *M. leidyi*, таковой при действии меди. Так, энергетические параметры свечения при воздействии небольших концентраций цинка максимальны, а при повышении концентрации металла и увеличении продолжительности экспозиции – минимальны. Однако по сравнению с медью цинк в меньшей мере угнетает светоизлучение ктенофор. Так, интенсивность свечения гребневи́ков *B. ovata*, содержащихся при низких концентрациях цинка, в 2 раза при механической и в 4 раза при химической стимуляции выше, чем при минимальных концентрациях меди. Устойчивость гребневи́ков к действию цинка выражалась и в изменениях двигательной активности организмов. Так, ктенофоры, содержащиеся даже при 10 ПДК цинка 10–12 ч, активно передвигались и только при более длительной экспозиции (24 ч) оседали на дно.

Результаты наших исследований демонстрируют значительно более высокую токсичность меди по сравнению с цинком. Это объясняется тем, что цинк может оказывать на гидробионтов двойное действие. Так, при изучении влияния ионов цинка водной среды на гемоциты моллюска *Planorbarius purpura* показано, что у заражённых трематодами моллюсков наблюдается снижение прогемоцитов в гемолимфе и, соответственно, снижение её защитных свойств [Киричук, Стадниченко, 2010]. У незаражённых организмов, в том числе и у гребневи́ков, данный металл в малых концентрациях жизненно необходим, так как цинк входит в состав 200 металлоферментов, участвует в обмене белков, липидов и нуклеиновых кислот [Давыдов, Тагасов, 2002].

Высокие значения ТМ приводят к нарушениям функционального развития гидробионтов. Именно потому максимальные значения показателей светоизлучения гребневи́ков, наблюдаемые при низких концентрациях цинка, а минимальные – при высоких, свидетельствуют об активации ферментативных процессов в организме гребневи́ков при 0,1 ПДК и их ингибировании при 10 ПДК цинка [Куценко, 2002].

Воздействие свинца

Перенос свинца в окружающей среде и его распространение в объектах окружающей среды происходит главным образом через атмосферу. В атмосферных осадках содержание свинца в 10–100 раз больше, чем в Мировом океане. В отличие от меди и цинка, загрязнение свинцом носит глобальный характер [Ежегодник, 2009] и представляет значительную опасность для населения водоёмов. Свинец в морской воде находится в твёрдой фазе взвесей, частично адсорбированным на органических коллоидах, и в виде Pb^{2+} , $PbCl^+$, $(PbOH)^+$, $PbSO_4$, осаждается в виде $PbCO_3$ – в карбонатах повышенное содержание свинца [Беспамятнов, Кротов, 1985; Мур, Рамамурти, 1987; Филова и др., 1989]. Растворимость свинца в океанической воде лимитируется содержанием сероводорода. Общее содержание свинца в водах Мирового океана составляет 2,8 млн. т. при средней концентрации его $2 \cdot 10^{-3} \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ [Иванов и др., 2006].

Некоторые виды планктона обладают способностью концентрировать свинец, при этом коэффициент аккумуляции колеблется у них от сотен до нескольких тысяч [Васильков, 2005]. Свинец является постоянной нормальной составной частью органов и тканей рыб. Он влияет на ферментативные процессы и в норме встречается в организме рыб и теплокровных животных в микроколичествах. Свинец, в сравнении с другими металлами, является одним из наиболее токсичных и, как следствие, характеризуется широким спектром вызываемых им токсических эффектов, в том числе летальных для ранних стадий животных организмов [Бичарёва, Мелякина, 2010; Омельченко и др., 2007; Черкашин и др., 2001, 2004]. Механизм токсического действия свинца заключается в блокировании функциональных SH-групп белков, что вызывает угнетение активности ферментов [Омельченко и др., 2007].

Воздействие свинца на светоизлучение гребневика *M. leidyi* существенно отличается от такового при действии других металлов. Интенсивность свечения гребневиков (рис. 90) во всех группах резко снижается с увеличением времени экспозиции и пропорционально концентрации действующего ТМ. Так, ктенофоры, содержащиеся при 0,1 ПДК свинца, давали слабую вспышку – до $76,5 \pm 3,7$ при механической и $97,16 \pm 4,7 \cdot 10^8$ квант \cdot с $^{-1}$ \cdot см $^{-2}$ при химической стимуляции, что в 5 раз ниже значений в контроле. Особи, выдерживаемые при ПДК свинца, снижали показатели интенсивности свечения по сравнению с контролем уже в первые часы экспозиции в 6,5 раза при механической и в 5 раз при химической стимуляциях ($p < 0,05$). Амплитуда светоизлучения у гребневиков данной группы с увеличением времени экспозиции снижалась, достигая минимальных значений через сутки, составляя $34,16 \pm 1,6 \cdot 10^8$ квант \cdot с $^{-1}$ \cdot см $^{-2}$ при механической и $42,19 \pm 1,9 \cdot 10^8$ квант \cdot с $^{-1}$ \cdot см $^{-2}$ при химической стимуляции.

Самые низкие показатели свечения зарегистрированы у гребневиков при 10 ПДК свинца, составляя 11,76% контроля при химической и 4,6% при механической стимуляции. Длительность свечения *M. leidyi* также ингибировалась при всех заданных концентрациях реагента (рис. 91). Так, продол-

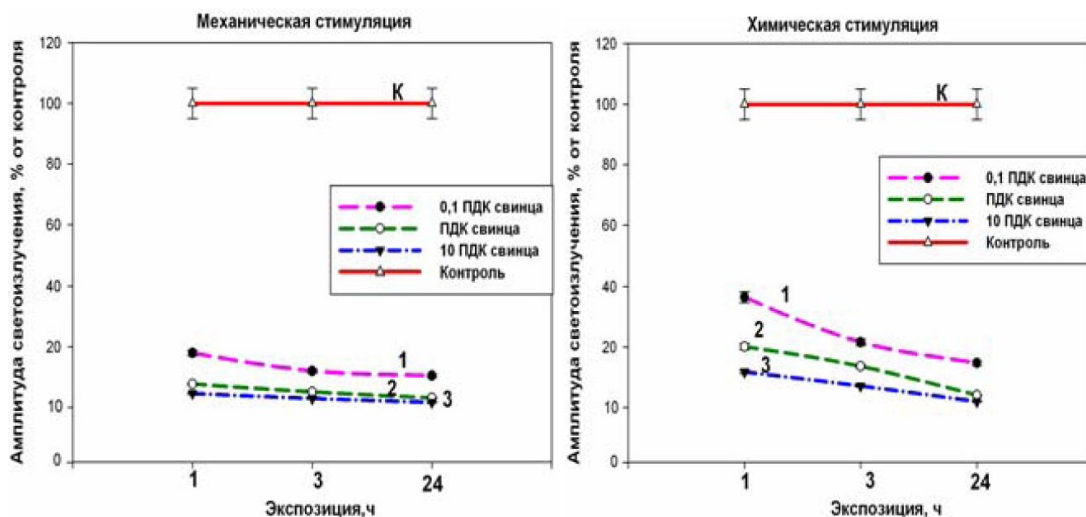


Рис. 90. Интенсивность светозлучения гребневи́ков *M. leidy* при воздействии ионов свинца в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

жительство биоллюминесценции в группе гребневи́ков при 0,1 ПДК в первые часы при механической стимуляции приближается к контролю, а при химической составляет 70% от него. С увеличением времени экспозиции длительность свечения *M. leidy* при механической стимуляции постепенно снижается, а при химической – через 3 ч сначала нарастает, а затем угасает, достигая к суткам минимальных значений. Наименее продолжительные сигналы зарегистрированы у ктенофор, выдерживаемых при высокой концентрации свинца. При этом в первые часы они составляют 35,19% от контроля, а через сутки 16,12%.

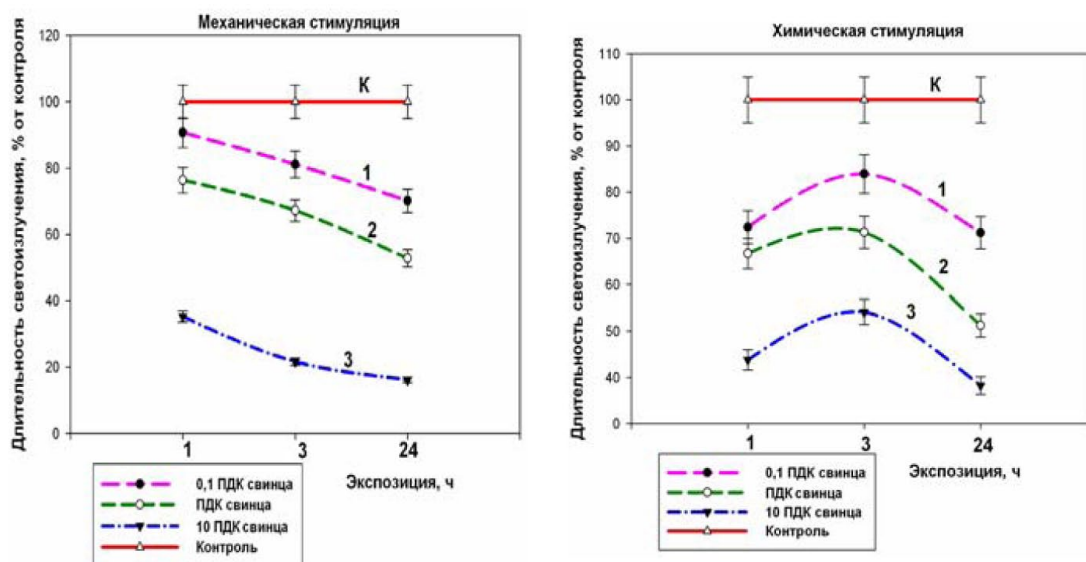


Рис. 91. Длительность светозлучения гребневи́ков *M. leidy* при воздействии ионов свинца в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

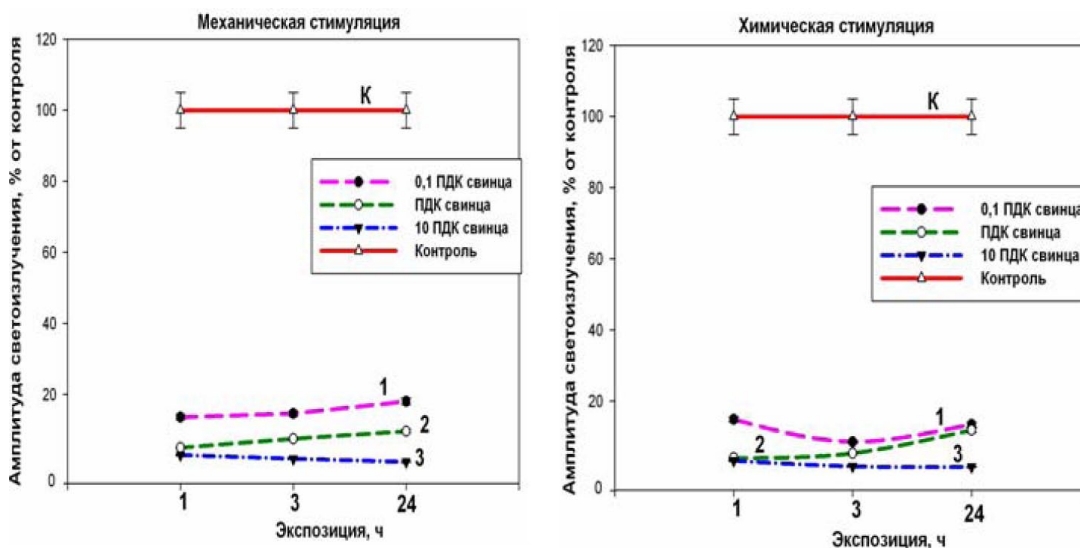


Рис. 92. Интенсивность свETOизлучения гребневиков *B. ovata* при воздействии ионов свинца в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

Таким образом, амплитудно-временные показатели свечения гребневиков *M. leidy* на протяжении всего времени экспозиции снижаются во всех экспериментальных группах. При этом, ожидаемого стимулирующего эффекта (зарегистрированного при экспозиции гребневиков при малых концентрациях меди и цинка) при воздействии на гребневиков *M. leidy* 0,1 ПДК свинца в наших исследованиях не наблюдалось.

Результаты исследований свечения *B. ovata*, так же как и у *M. leidy*, показали, что при воздействии на гребневика ионов свинца биолюминесценция ктенофоры существенно подавляется (рис. 92 и 93).

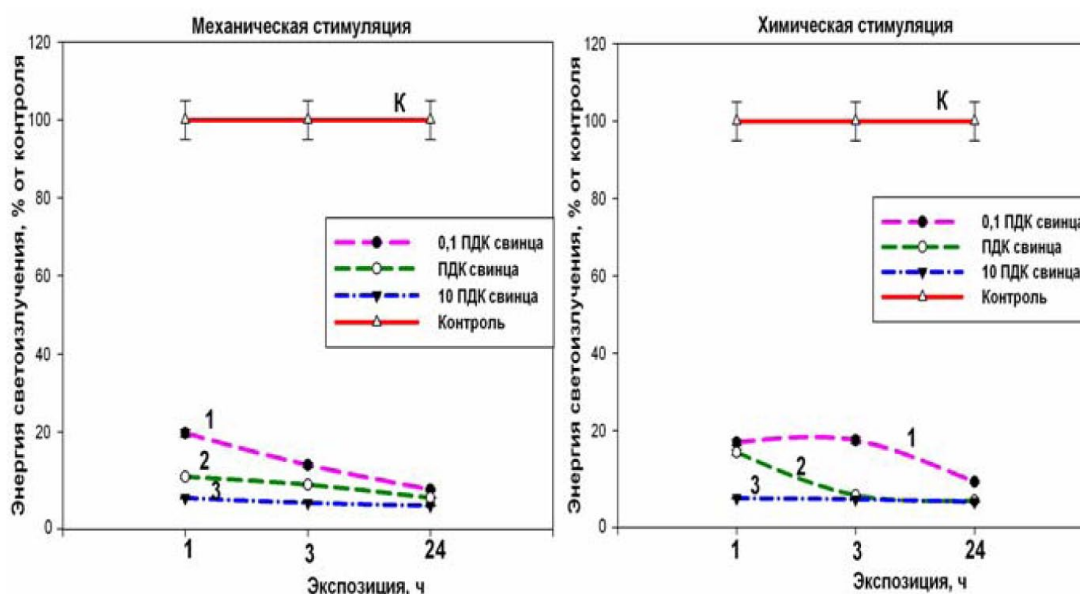


Рис. 93. Энергия свETOизлучения гребневиков *B. ovata* при воздействии ионов свинца в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

Так, значения амплитуды биолюминесценции гребневиков практически минимальны при всех заданных концентрациях. Даже на концентрацию в 0,1 ПДК гребневики уже в первые часы экспозиции реагировали небольшой интенсивностью и энергией светоизлучения, в 6–7 раз ниже контрольных значений ($p < 0,05$). Содержание гребневиков при ПДК свинца приводит к ещё более низким значениям амплитуды их свечения: $(41,01 \pm 2,05) \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² – при химической и $(66,15 \pm 3,3) \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при механической стимуляции и энергии свечения: $(11,71 \pm 0,58) \cdot 10^8$ квант·см⁻² – при химической и $(27,72 \pm 1,38) \cdot 10^8$ квант·см⁻² – при механической стимуляции. Минимальное свечение зарегистрировано у особей, содержащихся при концентрации свинца в 10 ПДК. Значения амплитуды при этом как в первые часы экспозиции в 34 раза ниже контрольных, так и при суточной экспозиции минимальны и составляют $(1,54 \pm 0,06) \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при механической и $(1,66 \pm 0,07) \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² – при химической стимуляции. Энергия свечения гребневиков (рис. 93), так же как и интенсивность, при экспозиции 10 ПДК свинца минимальна: от 0,60 до $0,64 \cdot 10^8$ квант·см⁻².

Продолжительность светоизлучения гребневиков (рис. 94) также существенно изменяется в зависимости от концентрации свинца и продолжительности экспозиции организмов. Более продолжительные сигналы регистрируются в группе гребневиков, содержащихся при 0,1 ПДК свинца: в первые часы экспозиции от $1,72 \pm 0,08$ с – при химической и до $2,17 \pm 0,1$ с – при механической стимуляции, через 3 и 24 ч время светоизлучения снижается, тем не менее, оставаясь максимальным: $1,21 \pm 0,06$ с при химической и $1,71 \pm 0,08$ с при механической стимуляции.

Во всех других экспериментальных группах длительность светоизлучения существенно ниже контроля и сокращается при увеличении времени

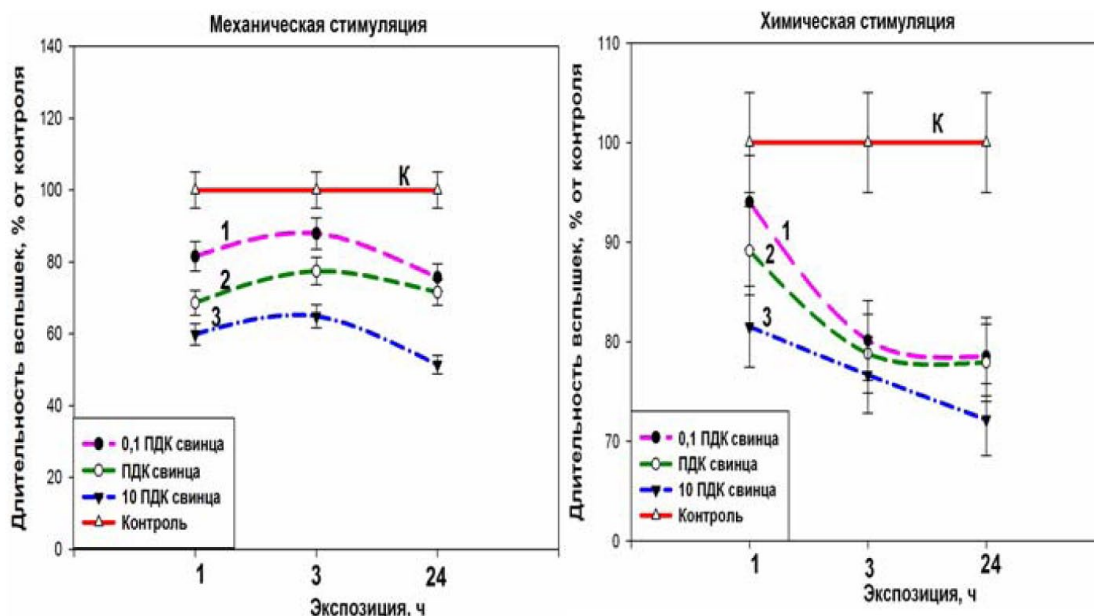


Рис. 94. Длительность светоизлучения гребневиков *B. ovata* при воздействии ионов свинца в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

экспозиции. Наименее продолжительные сигналы, особенно при суточной экспозиции, регистрируются у особей, содержащихся при 10 ПДК, длительность светоизлучения при этом достигает: $0,88 \pm 0,03$ с при механической и $1,09 \pm 0,05$ с при химической стимуляции, что составляет 50% от контроля. Таким образом, ингибирование свечения гребневиков *B. ovata*, так же, как и *M. leidy*, под воздействием ионов свинца усиливается как с увеличением концентрации данного металла, так и с увеличением времени экспозиции.

Токсическое воздействие исследуемого металла на организмы гребневиков-вселенцев в экспериментах можно объяснить тем, что свинец является канцерогеном и тератогеном для большинства животных организмов [Куценко, 2002]. Обычно наиболее уязвимы эмбриональные и ранние постэмбриональные стадии онтогенеза [Вашенко, 2000; Тюрин, Христофорова, 1995; Черкашин, 2001; Cairns et al., 1981].

Нарушение двигательной активности гребневиков, наблюдаемое в наших экспериментах при действии высоких концентраций реагента, может быть связано с патологическими изменениями, происходящими в их нервной системе. Данное предположение основано на патологическом воздействии ряда ТМ на рыб, вызывающих у них некробиоз нейронов, что приводит к полному их обездвиживанию [Земков, Журавлева, 2004; Кузьмина, 2010].

По данным С. А. Куценко [2002], цитотоксическое действие тяжёлых металлов, в том числе и свинца, связано с повышением уровня кальция внутри клеток, активацией свободнорадикальных процессов в клетке, нарушением процессов синтеза белка и энергетического обмена, нарушением клеточного деления и повреждением проницаемости мембран. Таким образом, в основе токсического действия веществ лежит повреждение клеток, сопровождающееся их функциональными либо структурно-функциональными изменениями.

Токсическое действие свинца во многом обусловлено его способностью образовывать связи с большим числом анионов – лигандов [Земков, Журавлева, 2004], к которым относятся сульфгидрильные группы, производные цистеина, имидазольные и карбоксильные группы, фосфаты. В результате связывания ангидридов со свинцом угнетается синтез белков и активность ферментов, в том числе антиоксидантных [Омельченко и др., 2007] и АТФ-азы [Куценко, 2002]. Учитывая то, что биолюминесцентные системы гидробионтов участвуют в нейтрализации активных форм кислорода при излучении фотонов [Лабас, Гордеева, 1980], подавление активности антиоксидантных ферментов под воздействием ТМ приводит к снижению показателей биолюминесценции гребневиков.

Вместе с тем, непрямым механизмом цитотоксического действия ксенобиотиков является понижение тяжёлыми металлами парциального давления кислорода в тканях [Куценко, 2002]. Поскольку любые изменения в дыхательной цепи планктонтов тесно связаны с биолюминесцентной реакцией, это негативно сказывается на интенсивности свечения ктенофор [Токарев, 2006].

Воздействие ртути

Распространённость этого металла следует отнести к глобальной [Иванов и др., 2006; Патин, 1979]. Так, в Чёрном море содержится 14 тыс. т ртути, в слое 0–50 м – 840 т ртути. В морскую среду ртуть поступает как из природных источников, так и из источников антропогенного происхождения. Многолетний мониторинг по загрязнению ртутью Севастопольских бухт показал, что наиболее высокое содержание ртути в воде, мидиях и донных отложениях наблюдалось в 1988–1990 гг. [Костова, Поповичев, 2002]. Оценка седиментационного потока ртути в донные отложения и периода её круговорота в водной среде показала, что за последнее десятилетие не наблюдается снижения загрязнения ртутью донных отложений шельфовой зоны Крыма и экологическое состояние её нельзя назвать благополучным [Ежегодник качества морских вод..., 2009; Игнатьева и др., 2003; Ильин и др., 2003; Кирюхина, Миронов, 2004; Костова, Поповичев, 2002; Миронов и др., 2003; Светашева, 1993].

Ртуть в природных водах может присутствовать в трёх состояниях: элементарном (0), одновалентном (+1) и двухвалентном (+2), но токсична в любой форме. По данным [Зигель, Зигель, 1993], у ртути наибольшая токсичность для разного вида организмов при минимальной молярной величине в ряду металлов.

Опасно не только локальное воздействие ртути на организмы и накопление её в тканях животных [Земков, Журавлева, 2004], но и способность накапливаться по трофической цепи [Mearens, Yong, 1983]. Так, употребление рыбы с высоким содержанием метилированных форм ртути в пищу ста-

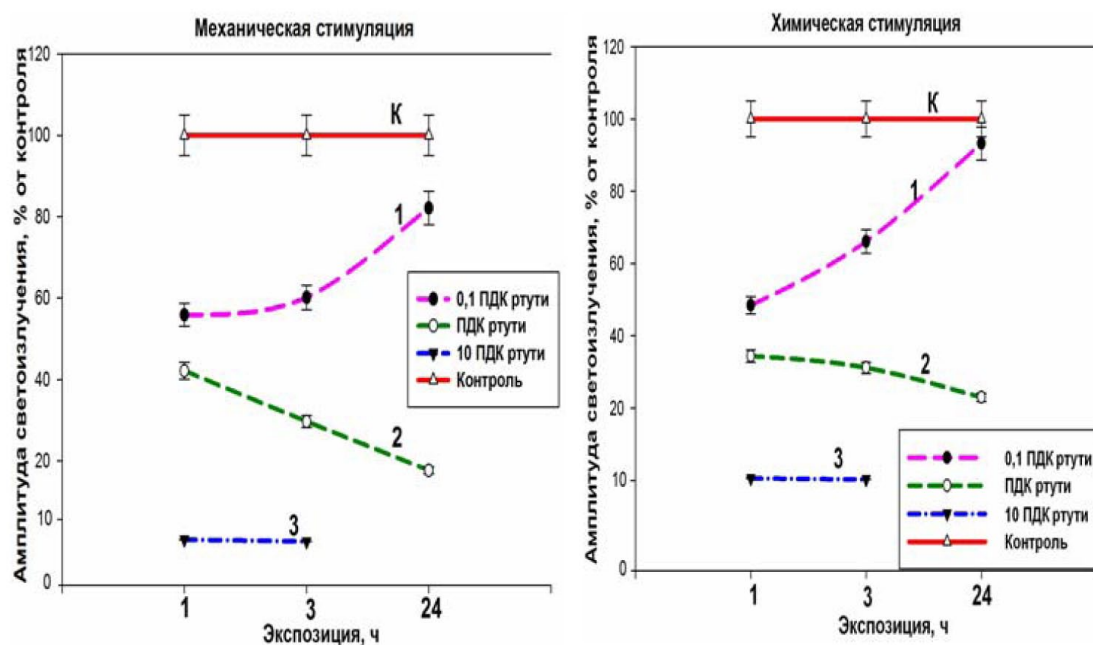


Рис. 95. Интенсивность светозлучения гребневигов *M. leidy* при воздействии ионов ртути в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

ло причиной так называемой «болезни Минамата», вызывающей нарушения центральной нервной системы у животных организмов, в том числе гидробионтов [Иванов и др., 2006]. Кроме того, спецификой воздействия соединений ртути на живые организмы является ярко выраженный синергический эффект взаимодействия с другими металлами и анионами. Уже единицы микрограмм вызывают эмбриотоксические эффекты, заметно влияют на фотосинтетическую активность водорослей, дыхание рыб, численность клеток фитопланктона [Костова, Поповичев, 2002; Патин, 1979].

Результаты исследований воздействия ртути на биолюминесценцию *M. leidy* показали существенные изменения в параметрах свечения гребневика (рис. 95). Так, при 0,1 ПДК амплитуда свечения гребневиков через 1 ч экспозиции в 1,5–2 раза ниже аналогичных показателей в контроле, однако через 3 ч наблюдается повышение интенсивности свечения таким образом, что через сутки значения амплитуды в этой группе практически не отличаются от контрольных, составляя $67,55 \pm 3,36 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при химической и $46,08 \pm 2,3 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при механической стимуляциях. Содержание гребневиков при ПДК ртути в первые часы экспозиции приводило к снижению амплитуды свечения гребневиков в 2–2,5 раза, а через сутки в 5 раз ниже биолюминесценции контроля ($p < 0,05$).

Самые низкие показатели интенсивности свечения *M. leidy* зарегистрированы у гребневиков, содержавшихся при 10 ПДК. Так, амплитуда биолюминесценции в данной группе через 1 ч составляла $1,76 \pm 0,07 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при химической и $1,51 \pm 0,06 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при механической стимуляции. Через 3 ч экспозиции амплитуда свечения снижалась до минимальных значений: $0,40 \pm 0,02 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при химической и $0,26 \pm 0,013 \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻² при механической стимуляции. Суточную экспозицию при концентрации ртути, превышающей ПДК в 10 раз, гребневики не выдерживали, прекращая светоизлучение.

По данным Г.Е. Шульмана [2001] мерилom функциональной активности животных, наряду с другими эколого-функциональными характеристиками, является характер их локомоций. Наблюдения за поведением гребневиков показали, что при высоких концентрациях ртути у гребневиков в первые часы экспозиции нарушается двигательная активность, что можно наблюдать по замедленному биению ресничек ктен, через 3 ч гребневики практически не поднимаются к поверхности, а через 24 ч оседают на дно, теряя до 80% сырого веса.

Наши результаты подтверждают также данными о том, что концентрации ртути порядка 10 ПДК *in situ* не только изменяют процессы жизнедеятельности, но и являются летальными для большинства видов тотального фитопланктона [Скрипник и др., 2002].

Энергия светоизлучения (рис. 96), также как и амплитуда, с увеличением времени экспозиции в основном снижается в экспериментальных группах и составляет величины, ниже значений в контроле. Максимальная энергия в первые часы экспозиции зарегистрирована в группе гребневиков, содержащихся при 0,1 ПДК, и при химической стимуляции практически не отличается от контроля.

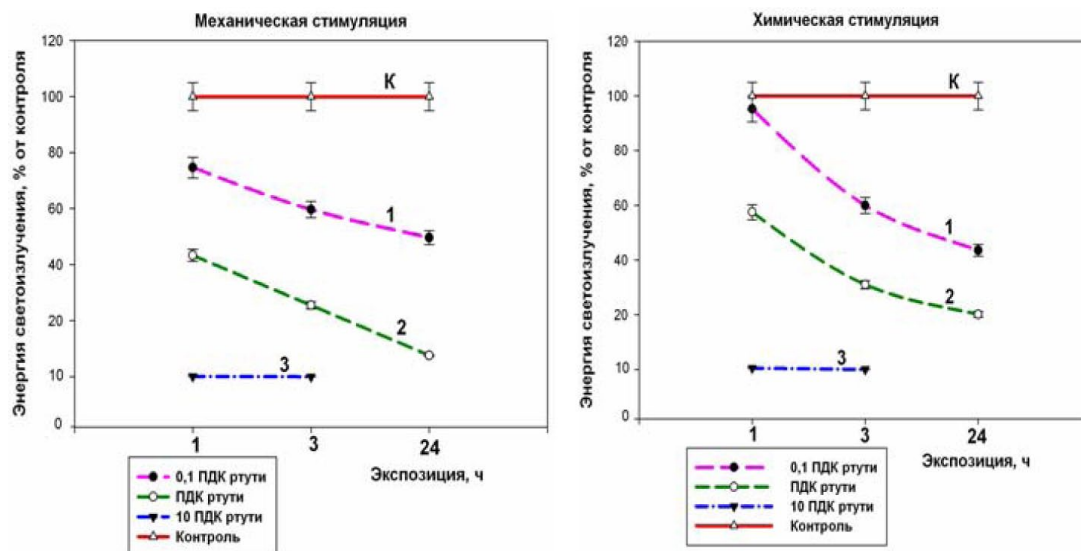


Рис. 96. Энергия светозлучения гребневи́ков *M. leidyi* при воздействии ионов ртути в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

Через сутки энергия свечения в этой группе снижается в 7 раз и составляет $23,14 \pm 1,14 \cdot 10^8$ квант·см⁻² при химической и $29,23 \pm 1,46 \cdot 10^8$ квант·см⁻² при механической стимуляции, что в 2,5 раза ниже контроля. Минимальные значения энергии светозлучения наблюдали у гребневи́ков, содержащихся при 10 ПДК, и составляли в первые часы $0,98 \pm 0,048 \cdot 10^8$ квант·см⁻² при химической и $0,27 \pm 0,013 \cdot 10^8$ квант·см⁻² при механической стимуляции.

Длительность свечения (рис. 97) так же как и амплитудные показатели свечения гребневи́ков существенно изменяется пропорционально концентрации реагента.

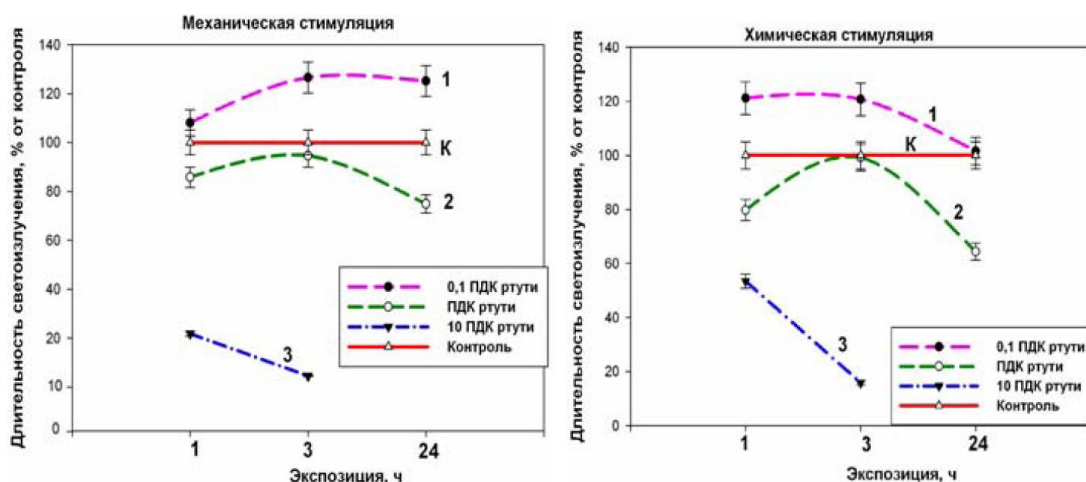


Рис. 97. Длительность светозлучения гребневи́ков *M. leidyi* при воздействии ионов ртути в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

Длительность светозлучения особей, содержащихся при высоких концентрациях ртути, в первые часы составляла $1,46 \pm 0,06$ с при механической и $1,57 \pm 0,07$ с при химической стимуляции, а через сутки экспозиции продолжительность свечения гребневиков была минимальной – 0,87 и 1,11 с, соответственно.

Наиболее продолжительное свечение, особенно в первые часы экспозиции (до $2,21 \pm 0,11$ с – при химической стимуляции и $1,82 \pm 0,08$ с – при механической), регистрируется у гребневиков, содержащихся при минимальных концентрациях ртути, однако через сутки экспозиции длительность свечения в данной группе снижается.

Характер изменения параметров биолюминесценции *B. ovata* при воздействии ртути напоминает таковой при действии катионов меди и цинка, однако чувствительность биолюминесцентной системы к ионам ртути оказывается существенно выше (рис. 98 и 99). Так, экспозиция гребневиков при концентрации ртути, равной ПДК (рис. 99), приводит к высвечиванию с интенсивностью, достигающей $(537,6 \pm 26,88) \cdot 10^8$ квант·с⁻¹·см⁻², что приближается к значениям амплитуды в контроле. Однако через сутки экспозиции при данной концентрации ртути амплитуда светозлучения гребневиков, особенно при химической стимуляции, снижается в 2 раза ($p < 0,05$).

При малых концентрациях ртути в первые часы экспозиции интенсивность светозлучения гребневиков, особенно при химической стимуляции, в 1,5 раза превышает таковую в контроле (рис. 98).

После 3-часовой экспозиции наблюдается усиление биолюминесцентной активности гребневиков, что в 5 раз при механической и в 8 раз при химической стимуляции превышает амплитуду светозлучения особей в

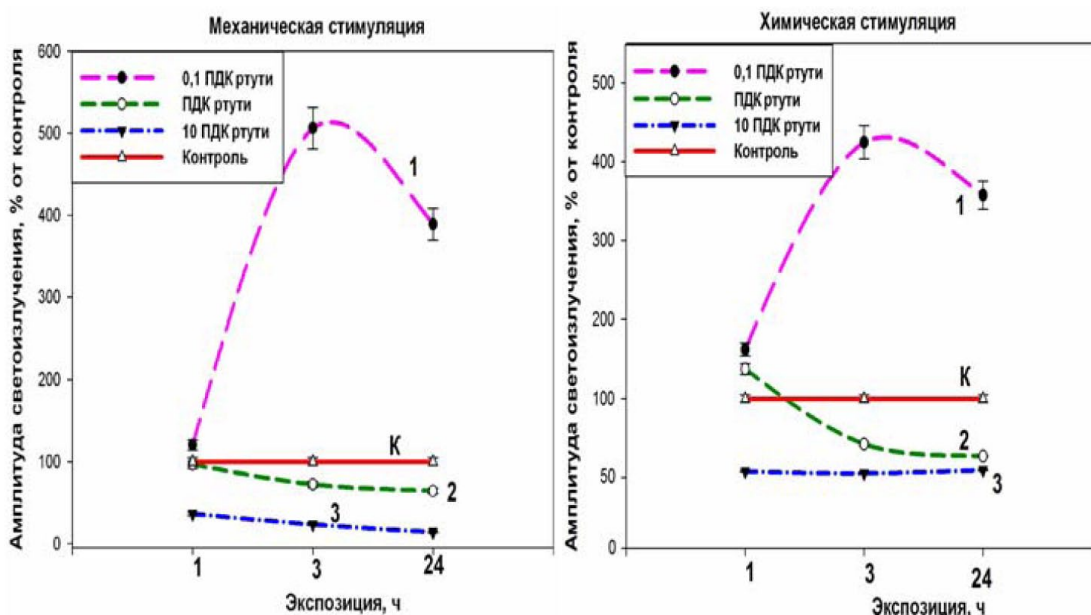


Рис. 98. Интенсивность светозлучения гребневиков *B. ovata* при воздействии ионов ртути в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

контроле ($p < 0,05$). С увеличением времени экспозиции до суток амплитуда светоизлучения особей снижается, оставаясь в 4 раза выше значений в контроле ($p < 0,05$).

При высоких концентрациях ртути ($0,001 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) амплитуда светоизлучения гребневи́ков в первые часы по сравнению с контролем снижается в 2,5 раза – при механической стимуляции и в 4,5 раза – при химической ($p < 0,05$). После 3-часовой экспозиции гребневи́ков при данной концентрации ртути интенсивность биолюминесценции снижается как при механической, так и при химической стимуляции в 4 раза ($p < 0,05$). Дальнейшая экспозиция гребневи́ков до суток приводит к резкому снижению амплитудных характеристик их биолюминесценции в 7 раз по сравнению с контролем ($p < 0,05$).

Аналогичная ситуация наблюдается с изменением энергии светоизлучения гребневи́ков, максимальные значения которой регистрируются у особей, содержащихся в растворе хлорида ртути при минимальных его концентрациях. Так энергия светоизлучения у данных организмов при суточной экспозиции достигает $(187,84 \pm 9,39) \cdot 10^8 \text{ квант} \cdot \text{см}^{-2}$ – при механической стимуляции, что в 2,5 раза выше, чем в контроле, и $(285,23 \pm 14,26) \cdot 10^8 \text{ квант} \cdot \text{см}^{-2}$ – при химической стимуляции, превышая в 7,5 раза значения энергии в контроле.

Снижение энергетических параметров светоизлучения до минимальных значений регистрировалось у особей, содержавшихся при высоких концентрациях ртути. Так, энергия светоизлучения гребневи́ков при обоих методах стимуляции в первые часы снижается в 3 раза. С увеличением длительности экспозиции (до суток) при концентрации ртути $0,005 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ наблюдается резкое ослабление биолюминесцентной активности гребневи́ков по сравнению с контролем, выражающееся в снижении энергии их светоизлучения в 17 раз – при механической, и в 11 раз – при химической стимуляции ($p < 0,05$).

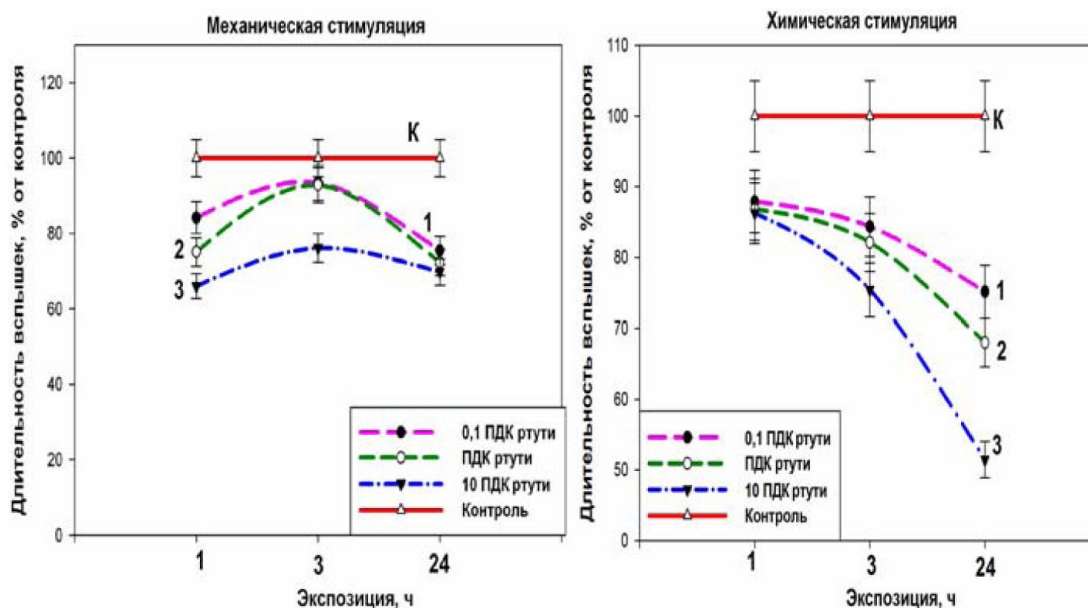


Рис. 99. Длительность светоизлучения гребневи́ков *B. ovata* при воздействии ионов ртути в концентрации: 0,1 ПДК (1); ПДК (2); 10 ПДК (3) в отношении к контролю.

Продолжительность свечения гребневиков во всех экспериментальных группах с увеличением времени экспозиции снижалась (рис. 99). Наиболее продолжительные сигналы регистрировались у особей в первые часы экспозиции при малых концентрациях ртути и достигали $2,54 \pm 0,12$ с – при механической и $2,66 \pm 0,13$ с – при химической стимуляции. Самые короткие сигналы регистрировались у гребневиков, содержащихся в течение суток при концентрациях ртути, в 10 раз превышающих предельно допустимые, и составляли $1,21 \pm 0,06$ с – при механической и $0,75 \pm 0,037$ с – при химической стимуляции.

Проведенные исследования показали, что по силе токсического воздействия как на жизнедеятельность гребневиков *M. leidy* и *B. ovata*, так и на их биолюминесценцию исследуемые металлы можно ранжировать следующим образом:

$$\text{Zn} < \text{Cu} < \text{Hg} < \text{Pb}.$$

При этом важно подчеркнуть, что воздействие на гребневиков небольших концентраций цинка, меди и ртути вызывало стимулирующий эффект, который сменялся ингибированием их свечения при увеличении концентрации ТМ и времени экспозиции.

Интересно, что в приведенных выше экспериментах с *N. scintillans* ранжированный по эффективности воздействия ряд металлов иной [Токарев и др., 2008]:

$$\text{Fe} < \text{Zn} < \text{Pb} < \text{Cu} < \text{Hg}$$

В исследованиях П.В. Евстигнеева и Э.П. Битюкова [1990] возрастающая степень ингибирования биолюминесценции *P. gracilis* токсическими веществами выражалась также другим образом:

$$\text{Fe} < \text{Pb} < \text{Cu} < \text{Hg}$$

Подобная неоднозначность в проявлении воздействия ТМ на биолюминесценцию организмов различного филогенического уровня потребовала специального объяснения. Действительно, из исследованных в данных экспериментах ТМ свинец и ртуть считаются наиболее опасными [Воробьев, 1993; Линник, 2010; Stancheva et al., 2010]. При этом ртуть относится к первому классу опасности (чрезвычайно опасное химическое вещество). Тем удивительнее, что действие свинца на биолюминесценцию гребневиков оказалось существенно более выраженным и целиком отличается от воздействия остальных металлов полным ингибированием биолюминесценции как при небольших, так и при высоких концентрациях реагента.

В наших исследованиях действие ртути на биолюминесценцию гребневиков было стимулирующим при 0,1 ПДК и ингибирующим при 10 ПДК, при этом суточная экспозиция *M. leidy* при 10 ПДК ртути приводила к пре-

кращению свечения особей. *B. ovata*, напротив, оказался более устойчив к действию высокой концентрации ртути, сохраняя способность светиться даже после 24 ч экспозиции. Вероятно, это связано с особенностями строения *B. ovata* (большим % соотношением ОВ) и более низкой проницаемостью клеточных мембран. У *B. ovata* более высокие значения интенсивности свечения.

Неорганические соединения ртути в целом намного менее токсичны, чем органические (метилртуть и др.), прежде всего из-за их липофобности и способности менее эффективно взаимодействовать с элементами ферментативных систем организма. Возможно, это одна из причин, почему используемая в наших исследованиях HgCl_2 (сулема) не вызывала такого выраженного токсического действия на организмы ктенофор.

В свою очередь, свинец, являясь многофункциональным политропным токсикантом, приводит к целому спектру метаболических и иммунных нарушений в организме в зависимости от степени интоксикации. Свинец образует связи с большим количеством анионов, SH-групп и фосфатов, угнетая синтез белков и снижая активность ферментов, приводя к образованию модифицированных форм белков [Руднева и др., 2011; Черкашин и др., 2004]. Ранее упоминалось, что белок в теле гребневика составляет 80% всего ОВ [Anninsky et al., 2005; Clarke et al., 1992], поэтому ингибирование свечения гребневиков при воздействии любых концентраций свинца можно объяснить, в первую очередь, структурно-функциональными изменениями люциферин-люциферазного комплекса, имеющего белковую природу, а также возможным снижением метаболизма. Реакции метаболизма гребневиков, в том числе определяющих биолюминесценцию, относятся к числу ферментативных, что, видимо, и находит отражение в снижении контролируемых функций при воздействии свинца.

5.5. Воздействие поллютантов на спонтанную биолюминесценцию ночесветки

Нами проведены эксперименты по изучению характера спонтанной биолюминесценции перидиниевых водорослей на повреждающее воздействие загрязнения на примере важного планктонного биолюминесцента Чёрного моря *Noctiluca scintillans* Мас. Показать, что использование параметров «глоу» ночесветки для оценки воздействия химических загрязнений по чувствительности и быстротедействию сравнимо с уже зарекомендовавшими себя методами использования характеристик её индуцированной биолюминесценции, было целью исследований. Основную часть экспериментов провели в зимний период.

Ранее нами (см. рис. 32) была представлена аналоговая запись низкогоуровневого свечения «глоу» в популяции из 150 клеток, содержащихся в чистой морской воде без подкормки в течение 1 суток. Особенной чертой такого свечения является осциллирующий характер интенсивности светово-

го потока, при этом показатели осцилляции достаточно упорядочены. В наших экспериментах ни в одной из свежеевзятых проб данный вид излучения (глоу) не фиксировался. Однако при последующей экспозиции такое глоу появляется. Минимальное время экспозиции для возникновения такого свечения в условиях затемнения и температуре 15° в наших опытах составило 65 часов.

В табл. 51 представлены относительные величины амплитуды спонтанных вспышек клеток *N. scintillans*., отобранных из различных мест прибрежной части Чёрного моря. Пробы, взятые в относительно чистой десяти-мильной зоне Крыма, характеризуются максимальным уровнем свечения, в то время как в одной из глубоко врезающихся бухт с интенсивным судоходством те же организмы обладают на порядок меньшей энергией спонтанной биолюминесценции.

Таблица 51. Зависимость величины амплитуды спонтанных вспышек клеток *Noctiluca scintillans* от степени загрязнения среды (комплексного)

Район сбора проб	Количество клеток, ед.	Амплитуда (усл. ед.)	
		среднее	дисперсия
Южная бухта	75	2,24	4,73
Арт. бухта	150	13,2	40,8
Фарватер бухты	150	16,7	48,2
5 миль от берега	150	21,4	13,6
10 миль от берега	150	32,4	13,7

В случае действия токсического агента низкоуровневое свечение появлялось всегда одновременно с контактом популяции с токсикантом. Напрашивается вывод о связи возникновения глоу с каким-либо повреждающим воздействием. В качестве последнего можно рассматривать катионы меди, а также низкую температуру (+4°), которая также вызывала появление глоу. Как известно [Nordly, 1957] культуры гетеротрофных динофлагеллят крайне нестабильны во времени и при попытках культивирования деградируют и погибают. Возможно, одним из сопутствующих деградации клеток явлений является спонтанное низкоуровневое свечение. Однако, в ряде экспериментов с *N. scintillans* мы не фиксировали появление фона в течение 2 недель экспозиции при прочих равных условиях. В работе Р. Краснова с соавторами такое свечение имело место без повреждения клеток [Krasnow et al., 1982]. Здесь же отмечается, что не все клетки при индивидуальном исследовании, а лишь третья часть от числа испытанных имела указанный вид спонтанной люминесценции. Гетерогенность клеток в популяции *N. scintillans* видимо может обуславливать преобладание искрящегося либо низкоуровневого свечения в эксперименте.

Возрастание частоты вспышек низкоуровневого свечения является функцией концентрации токсиканта, в частности, катионов сульфата меди $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, использованного в концентрациях 0,1; 1,0; 10,0 и 50 мг·л⁻¹ разведенной в морской воде непосредственно перед внесением в нее тестовых

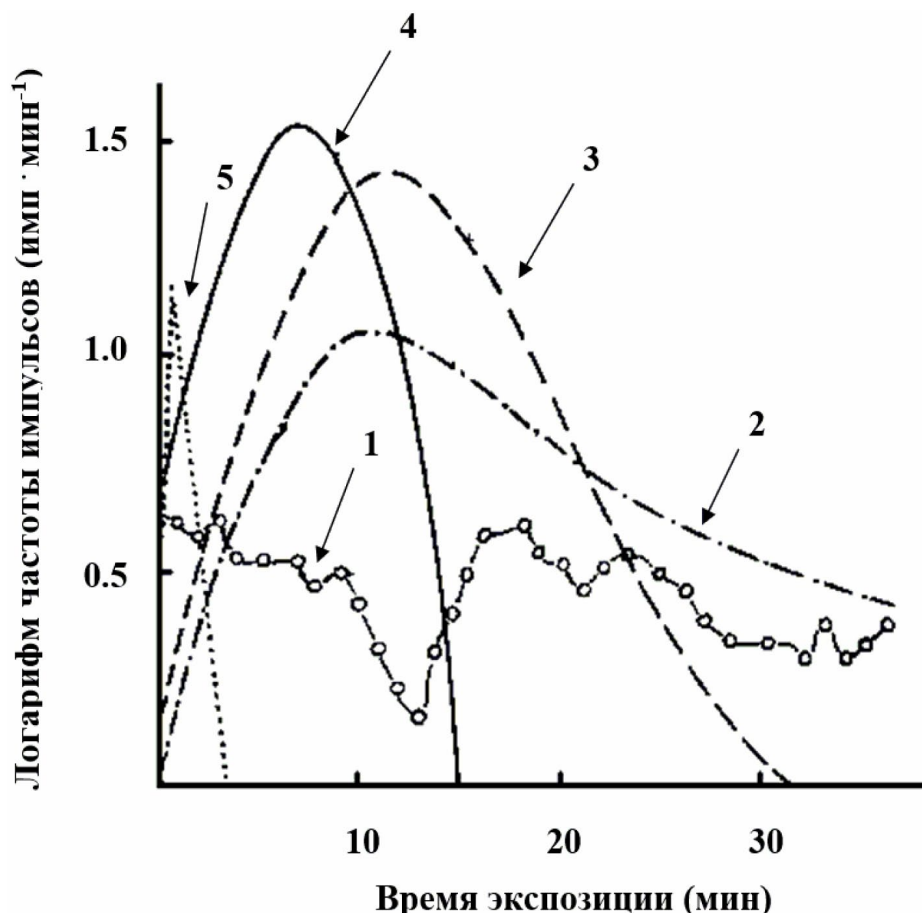


Рис. 100. Зависимость частоты микровспышек группы клеток *N.scintillans* от времени экспозиции в среде, содержащей катионы CuSO_4 ($\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$):
1 – контроль, 2 – 0.1; 3 – 1.0; 4 – 10.0; 5 – 50.0

организмов. Наблюдается существенное увеличение таких вспышек преимущественно в первые моменты экспозиции, причем рисунок 100 (кривые 2, 3, 4 и 5) демонстрирует количественную связь спонтанного светового излучения популяций ночесветки, содержащейся в различной среде.

Наиболее высока дисперсия «глоу» в чистой воде при времени экспозиции 1 сутки. При попадании токсиканта в только что отобранную группу клеток ночесветки дисперсия свечения возрастает пропорционально концентрации токсиканта. Средний уровень такого глоу наиболее высок в чистой воде после суточной экспозиции, а также при максимальной концентрации токсиканта, о чем свидетельствует свободный коэффициент уравнения. Показатель углового тренда процесса указывает на практическое его отсутствие (незначимость) как в чистой воде, так и при минимуме загрязнения ($1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$).

При увеличении концентрации токсиканта в среде наблюдается заметный тренд в сторону уменьшения интенсивности амплитуды «глоу» вплоть до полного исчезновения. В таблице 52 представлены параметры линейной регрессии и дисперсия энергии биолюминесценции.

Таблица 52. Результаты регрессионного анализа записи амплитуды спонтанного глоу от времени экспозиции (x) при различном уровне интоксикации.

Параметры уравнения $y=ax+b$	Чистая вода	Содержание CuSO_4 , $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$		
		0,10	1,00	5,00
a	0,05	0,01	0,10	0.21
b	73,60	2,01	12,70	19.04
Дисперсия ряда	960.01	4,10	23,20	73.90

Исследование и выявление наиболее характерных периодических составляющих подобных пульсаций потребовало привлечения спектрального оценивания по методу максимальной энтропии [Дворянинов и др., 1987]. В таблице 53 приведены результаты спектрального оценивания спонтанного свечения в популяциях ночесветки с различной степенью токсичности среды. Распределение дисперсии интенсивности свечения во времени указывает на существование целого ряда неоднородностей от единиц минут до их десятков. Иными словами достоверные периодические гармоники во флуктуациях спонтанного глоу имеются на нескольких временных частотах.

Таблица 53. Основные периоды флуктуации спонтанного глоу в чистой и токсичной среде при концентрации клеток *Noctiluca scintillans* 150 экз. на 30 мл

Концентрация токсиканта, $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$	Максимумы на спектрах (мин от начала экспозиции)
100	37.5; 10.7; 5.8; 3.8; 3.1; 2.4; 1.7; 1.6;
10	13.6; 5.8; 3.8; 3.2; 2.7; 2.1; 1.8;
1	7.9; 5.8; 4.2; 3.3; 2.4; 1.9; 1.7

При обсуждении этих результатов следует обратить внимание на увеличение периодов флуктуаций при повышении концентрации токсиканта (табл. 53), однако простая суточная экспозиция группы клеток в чистой морской воде также вызывает появление низкочастотной составляющей (получасовой период) «глоу». Другой характерной чертой динамики глоу является увеличение периода осцилляций интенсивности спонтанного глоу с увеличением времени экспозиции как в чистой, так и в загрязненной среде. На 7-10 сутки период низкочастотных пиков может увеличиваться в 1,5-2 раза по сравнению с начальными этапами при наличии всего остального спектра флуктуаций. Повторяемость отмеченных выше закономерностей на протяжении всех проведенных экспериментов дает возможность приблизительной оценки времени экспозиции или степени токсического поражения культуры ночесветок по отсутствию или наличию колебаний интенсивности глоу большого периода.

Эксперименты с отдельными клетками показали, что при добавлении в среду токсиканта в большинстве случаев клетки также давали глоу, однако значительно более низкой интенсивности и продолжительности. Если предположить такой характер реакции большинства клеток на токсикант, то необъяснимым останется факт строгой периодичности флуктуации глоу как

в пораженных токсикантом культурах, так и при многосуточной их экспозиции в чистой воде. Подобная синхронность сотен клеток в генерации низкоуровневого излучения ещё раз свидетельствует в пользу внутрипопуляционной коммуникации [Krasnov et al., 1982].

Таким образом, в результате выполненных исследований удалось установить, что частота спонтанных вспышек и их амплитуда в популяциях *Noctiluca scintillans* в Чёрном море является функцией её плотности, концентрации токсикантов и длительности проведения экспериментов. Подтвержден осциллирующий характер спонтанного светоизлучения *N. scintillans* и выявлены основные временные масштабы пульсаций, механизм которых, однако, остается неизвестным. Изложенное выше позволяет сделать вывод о перспективности применения различных характеристик «глоу» ночесветки для оценки воздействия на неё химических загрязнений, требующий, однако, дальнейших экспериментов и уточнений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итогом проведённой работы стало более полное осознание авторами ограниченности современных представлений о многообразии функций биолюминесценции морских организмов. Приведённые материалы показывают, что каталогизацию биолюминесцентных организмов нельзя считать завершённой даже в ближайшей перспективе. Более того, даже вопрос о видовой принадлежности ряда светящихся планктонных организмов Мирового океана до настоящего времени можно считать дискуссионным. Он далёк от завершения в силу ряда обстоятельств, к числу которых относятся, прежде всего, сложности изучения глубоководных организмов в нативном состоянии, наличие суточных и сезонных ритмов биолюминесценции, существование внутривидовых «рас» или клонов различающихся по способности продуцировать свет и т.д.

Вместе с тем, из приведённых в монографии материалов очевидно, что способность к биолюминесценции зарегистрирована у организмов различного филогенетического уровня. При этом характеристики, механизмы и экологическая нагрузка биолюминесценции настолько разнообразны, что делает фактом не требующим специальных доказательств вывод о том, что в ходе эволюции она возникала множество раз, независимо у разных царств и таксонов [Лабас, 1976; Buck, 1978; Hastings, 1983 a,b, 1995]. Это, в свою очередь, побуждает к новым исследованиям, поскольку без расширения числа исследованных видов и набора информации об основных параметрах их светоизлучения невозможно достоверно оценить масштабы этого явления среди планктонных сообществ, выявить видовую или групповую специфичность биолюминесценции и определить её экологический смысл [Стародубцев, Кулинич, 1985].

Следует также отметить, что три основных обстоятельства определяют перспективность применения биолюминесценции в качестве экспрессных и экспрессивных методов анализа веществ и среды:

1 – энергетическое обеспечение биолюминесценции осуществляется через общий метаболизм клетки;

2 – современные методы детектирования излучения в оптическом диапазоне хорошо разработаны и достигли чувствительности, позволяющей считать отдельные кванты [Гительзон и др., 1992; Paulmurugan, 2012]. В приложении к биолюминесценции это означает теоретическую возможность измерять отдельные молекулярные события;

3 – высокая видоспецифичность биолюминесценции, которая определяется тем, что в её основе лежат различные ферментативные реакции.

По простоте и числу анализируемых веществ эти тесты сходны со спектрофотометрическими, но по чувствительности превосходят их на 2-3 порядка.

В результате выполненных исследований получены важные для определения стратегии дальнейших исследований результаты. Так, выявлены закономерности, сопровождающие или отражающие процессы адаптаций планктонтов к воздействию физических и химических полей антропогенного происхождения. В частности, зарегистрирована высокая функциональная чувствительность перидиниевых водорослей, в том числе их биолюминесцентной системы и короткий латентный период её отклика на воздействие поллютантов различного происхождения. Показано, что малые дозы ионизирующей радиации и низкие концентрации углеводов оказывают стимулирующее воздействие на амплитуду светоизлучения *Noctiluca scintillans* на определённых этапах развития адаптационного синдрома. Выявлена динамика характеристик биолюминесценции ночесветки после воздействия поллютантов различной природы, которая носит характер затухающих колебаний, амплитуда и фаза которых определяется величиной их дозы или концентрации.

Материалы выполненных исследований согласуются с данными многочисленных публикаций по адаптации организмов различного филогенетического уровня. Вместе с тем, всё ещё не выяснено, какие процессы, происходящие в ответных реакциях клетки на воздействие изменённых или новых факторов окружающей среды, осуществляются в границах толерантности организма, а какие выходят за них. При этом очевидно, что каждый организм, вид и популяция имеют свои, генетически детерминированные уровни толерантности [Кордюм, Сытник, 2003].

Несомненно, значительно больших усилий требует изучение у планктонных организмов двух стратегий адаптационного процесса [Кордюм, Сытник, 2003]: быстрой акклимации и длительной адаптации. Первая наступает в ответ на суточные и сезонные флуктуации экологических факторов, а также на действие в течение короткого времени избыточной дозы того или иного фактора или его минимизации [Дзюба и др., 1986; Токарев, Евстигнеев, 2008]. При этом воздействие фактора может происходить на разных фазах онтогенеза, на которых можно выделить наиболее чувствительные к неблагоприятным изменениям внешних условий критические стадии [Токарев, 1990]. Вторая стратегия наступает при умеренном хроническом воздействии неблагоприятных изменений экологических факторов.

Ответы на эти вопросы должны дать предстоящие исследования, поскольку они могут значительно продвинуть изучение механизмов адаптационного синдрома морских планктонтов – важнейшего звена продукционных характеристик пелагиали.

CONCLUSION

The work conducted resulted in more complete awareness of the authors that modern idea about diversity of functions of the marine organisms bioluminescence is quite limited. The materials we give show that bioluminescents catalogization can not be considered to be completed even in the nearest perspective. Moreover even the question of the species attribution of the luminescent planktons number in the World ocean by the present time can be considered as such for discussion. It is far from its completion due to a number of circumstances, those are as follows: complexity of studies of the deep-water organisms in native state, availability of diurnal and season rhythms in bioluminescence, existence of the intraspecific “races” or clones, differing in ability to produce light etc.

Together with this it is clearly seen in the given in the monograph materials that ability to bioluminescence is registered in organisms of different phylogenetic level. Here characteristics, mechanisms and ecologic load of the bioluminescence are so diverse that conclusion that during evolution it appeared many times non-dependingly in different kingdoms and taxa is a fact, needing no special prove [Labas, 1976; Buck, 1978; Hastings, 1983 a, b, 1995]. This is stimulate new investigations, as without widening of the studied species number and accumulation of information about the main parameters of their light emission it is impossible to evaluate properly the scale of this phenomenon among the plankton communities, to reveal species or group specificity of bioluminescence and to determine its ecological meaning.

It should be also noted that three main circumstances determine perspectiveness of the bioluminescence usage as the express and expressive methods of substances and environment analysis:

1 – energetic supply of bioluminescence is realized through the general cell metabolism;

2 – modern methods of organisms light emission detection in the optical range are well worked out and reached a sensitivity, permitting to count separate quanta [Gitelson et al., 1992; Paulmurugan, 2012]. Considering bioluminescence it means theoretical possibility to measure separate molecular events;

3 – high specificity of different species bioluminescence, determined by the fact that different enzymatic reactions make its base.

By simplicity and number of the substances analyzed these tests resemble these spectrophotometric, but by sensitivity they exceed them for 2-3 orders.

As a result of the investigations fulfilled we obtained results important for determination of the further studies strategy. So, we revealed laws, accompanying or reflecting processes of the planktons adaptation to the influence of the physical and chemical fields of anthropogenic origin. In particular we registered

high functional sensitivity of the Peridinea and their bioluminescent system, and short latent period of its response to an effect of pollutants of different origin. It has been shown that small doses of ionizing radiation and low hydrocarbons concentrations stimulate amplitude of *Noctiluca scintillans* luminescence at the definite stages of the adaptive syndrome development. We have revealed dynamics in the *N. scintillans* bioluminescence characteristics after effect of pollutants of different origin; it has character of descending fluctuations, amplitude and phase of which are determined by the value of their dose or concentration.

The materials of the investigations fulfilled are in accordance with the data of numerous publications on adaptation of different phylogenetic level organisms. Together with this it is still not clear what processes, taking place in the cell response reactions to effect of the changed or new factors of environment are realized in the limits of the organism tolerance and which of them get out of these limits. It is obvious that every organism, species and population have their own genetically determined tolerance levels [Kordyum, Sytnik, 2003].

There is no doubt that studies of two strategies of adaptive process in the plankton organisms – quick acclimation and long adaptation – need much more efforts [Kordyum, Sytnik, 2003]. The first comes as a response to daily and season fluctuations of the ecological factors and effect for the short time of an excessive dose of one or another factor or its minimization [Dzyuba et al., 1986; Tokarev, Evstigneev, 2008]. Influence of the factor can take place at different ontogenesis phases, from which we can separate the most sensitive to unfavorable changes of the outer conditions critical stages [Tokarev, 1990]. The second strategy comes under moderate chronic influence of the ecological factors unfavorable changes.

The further investigations must give an answer to these questions, as they can considerably advance the studies of mechanisms of adaptive syndrome in the marine planktons – the most important link in the pelagial of the World ocean productive characteristics.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В.Я. Проблема авторегуляции в цитологии. I. Реактивное повышение устойчивости клеток к действию повреждающих агентов (адаптация) // Цитология. – 1965. – Т. 7, № 4. – С. 447-466.
2. Александров С.Н., Безрукова А.Г., Сунгуров А.Ю., Ягунов А.С. Ультрафиолетовая флуоресценция облученных биологических объектов. – Л.: ЦНИРРИ МЗ СССР, 1981. – 47 С.
3. Анисимова И.И., Глуховской Б.М. Фотоэлектронные умножители. – М.: Сов. радио, 1974. – 64 С.
4. Аннинский Б.Е. Состав органического вещества медузы *Aurelia aurita* и двух видов гребневики Чёрного моря // Биология моря. – 1994. – Т. 20, № 4. – С. 291 – 295.
5. Аннинский Б.Е. Химический состав разноразмерных особей трёх видов студёнистого макропланктона Чёрного моря // Биология моря. – 1994. – Т. 20, № 5. – С. 390 – 395.
6. Аннинский Б.Е., Аболмасова Г.И. Температура как фактор интенсивности метаболизма и массового развития гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Чёрном море // Океанология. – 2000. – Т. 40, вып. 5. – С. 63 – 69.
7. Аннинский Б.Е., Губанова А.Д. Химический состав и состояние гребневика *Mnemiopsis mscradyi* Mayer в Чёрном море // Гидробиол. журн. – 1998. – Т. 34, № 3. – С. 36 – 43.
8. Аннинский Б.Е., Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Романова З.А. Содержание органического вещества в теле гребневики *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) и *Beroe ovata* (Ctenophora: Beroida) на ранних стадиях онтогенеза // Биология моря. – 2007. – Т. 33, № 6. – С. 457 – 464.
9. Арашкевич Е.Г., Л.Л. Анохина, С.В. Востоков и др. Репродукционная стратегия *Beroe ovata* (Ctenophora, Atentaculata, Beroida) – нового вселенца в Чёрное море // Океанология. – 2001. – Т. 21, вып. 4. – С. 116 – 120.
10. Арлащенко Н.И. Значение мощности дозы облучения в реакциях сосудисто-тканевого барьера // Радиобиология. – 1981. – 7, вып. 2. – С. 151 – 155.
11. Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
12. Бабий В.И., Гайский В.А., Греков Н.А., Дыкман В.З. и др. Разработка методов и средств измерения параметров гидрофизических и гидрохимических полей. – В кн.: Развитие морских наук и технологий в Морском гидрофизическом Институте за 75 лет / В.Н. Еремеев (ред.). – Севастополь: МГИ НАН Украины, 2004. – С. 633-645.

13. Бак З., Александер Н. Основы радиобиологии // М.: Изд-во иностранной лит-ры, 1963. – 498 с.
14. Бенжицкий А.Г. Химико-механические контаминанты в океанической среде и их экологическое значение. – В кн.: Взаимодействие между водой и живым веществом. Тр. Междун. Симпоз. – М.: Наука, 1979. – С. 31-33.
15. Бернштейн Э.А., Рудяченко Н.К. Импульсные радиопередающие устройства. – Киев: Гос. изд. технической лит-ры УССР, 1963. – 248 с.
16. Беспмятников Г.П., Кротов Ю.А. Предельно допустимые концентрации химических веществ в окружающей среде. – Справочник – Л. Химия, 1985. – 528 с.
17. Билева О.К. Изменение состава зоопланктона по мере «старения» вод апвеллинга у юго-западной Африки // Вестник зоологии. – 1977. – N 5. – С. 43–48.
18. Биолюминесценция в пелагиали Атлантического океана и морях Средиземноморского бассейна // Отчёт по госбюджетной теме №5 – 1975. № госрегистрации 72.024.221. – 298 с.
19. Биопродукционная система крупномасштабного океанического круговорота / Под общ. Ред. В.Н. Грезе. – Киев: Наукова Думка, 1984. – 264 с.
20. Битюков Э.П. Использование способности к высвечиванию *Noctiluca miliaris* для характеристики ее раздражимости // Физиологические основы экологии водных животных: Тез. докл. – Севастополь, 1965. – С. 14.
21. Битюков Э.П. О суточном ритме свечения *Noctiluca miliaris* // Общие вопросы физиологии адаптаций: Рефер. докл. к III Всесоюз. совещ. по физиологии, биохимии и морфологии. – Новосибирск, 1967. – С. 92–95.
22. Битюков Э.П. Биолюминесценция в Атлантическом океане и в морях Средиземноморского бассейна // Проблемы морской биологии. – Киев: Наукова Думка, 1971 а. – С. 251-257.
23. Битюков Э.П. Биолюминесценция в Черном и Средиземном морях и ее информационные возможности при изучении структуры пелагического сообщества // В кн.: Материалы Всесоюзного симпозиума по изучению Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов / Севастополь, октябрь, 1973 / В 4-х ч. – Ч. 2. – Биологические и эколого-физиологические исследования рыб и беспозвоночных. – Киев, 1973. – С. 44-49.
24. Битюков Э.П., Токарев Ю.Н., Хлыстова Л.М. О количественном развитии планктона и его биолюминесценции в районах апвеллингов Тропической Атлантики // Биологические исследования в тропической зоне океана. – Севастополь: Мор. Гидрофиз. ин-т, 1975 а. – С. 30-47.
25. Битюков Э.П., Василенко В.И., Хлыстова Л.М., Шайда В.Г. Биолюминесцентное поле и его структура в тропической Атлантике. – В кн.: Экспедиционные исследования в южной Атлантике и Средиземном море. – Киев: Наукова думка, 1975 б. – С. 49-60.
26. Битюков Э.П., Балдина Э.П., Василенко В.И. Планктон и его биолюминесценция в центральной и северной частях тропической области Ат-

- лантического океана // Декалант. – Севастополь: Изд-во МГИ АН УССР, 1975 в. – С. 171-187.
27. Битюков Э.П. Сезонная изменчивость и пространственная неоднородность биолюминесценции в Средиземном море // Экология моря. – 1982. – Вып. 8. – С. 10-20.
28. Битюков Э.П. Биолюминесценция *Noctiluca miliaris* в разных температурных условиях // Биология моря. – 1971 б. – Вып. 24. – С. 70-77.
29. Битюков Э.П. Горизонтальная неоднородность биолюминесцентного поля как показатель агрегированного распределения планктона // Гидробиол. журн. – 1984. – Т. 20, №5. – С. 24-31.
30. Битюков Э.П. Использование биолюминесцентной реакции организмов для отбора физиологически однородного материала // Гидробиологич. журн. – 1966 а. – Т. 2, вып. 5. – С. 85-89.
31. Битюков Э.П. Распределение и экология *Noctiluca miliaris* в Черном море // Биология моря. – 1969.- Вып. 17. – С. 76-95.
32. Битюков Э.П., Василенко В.И., Токарев Ю.Н. О спектральном составе биолюминесцентного поля в Черном и Средиземном морях и в Атлантическом океане // Биология моря. – 1978. – Вып. 47. – С. 40-48.
33. Битюков Э.П., Евстигнеев П.В., Токарев Ю.Н. Светящиеся DINOFLAGELLATA Черного моря и влияние на них антропогенных факторов // Гидробиол. журн. – 1993. – Т. 29, № 4. – С. 27-34.
34. Битюков Э.П., Рыбасов В.П., Шайда В.Г. Годовая изменчивость интенсивности поля биолюминесценции в неритической зоне Черного моря // Океанология. – 1967. – 7. – С. 1089-1099.
35. Битюков Э.П. Люминесценция *Noctiluca miliaris* и характеристики ее раздражимости. – Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1966 б. – Т. 2, № 5. – С. 452-456.
36. Битюков Э.П. Характеристика суточного ритма биолюминесценции *Noctiluca miliaris* (Flagellata, Peridinea) // Зоол. журн. – 1968. – Т. 47, вып. I. – С. 36-41.
37. Битюков Э.П., Сажина Л.И. Количественное распределение планктона в северной части Тропической Атлантики в зимний и весенний периоды // Океанология. – 1975. – Т. 15. – С. 898-902.
38. Битюков Э.П., Василенко В.И., Серикова И.М., Токарев Ю.Н. Результаты и перспективы биолюминесцентных исследований в Черном море // Экология моря. – 1996. – № 46. – С. 19-24.
39. Битюков Э.П., Евстигнеев П.В. Основные черты светоизлучения и его видовая специфичность у копепод рода *Pleuromamma* // Экология моря. – 1982. – Вып. 11. – С. 53-62.
40. Битюков Э.П., Хлыстова Л.М. Биолюминесценция в неритической зоне Черного моря и её связь с характеристиками планктона // Биология моря. – 1975. – Вып. 34. – С. 100-109.
41. Битюков Э.П. Биолюминесценция в кильватерной струе судна в Атлантическом океане, Средиземном и Черном морях // Океанология. – 1971. – Т. 11, вып.1. – С. 127-133.

42. Бичарёва О.Н., Мелякина Э.И. Особенности накопления свинца органами и тканями растительных рыб // IV Международная конференция «Современные проблемы гидроэкологии» (С.-Петербург, 10–15 окт., 2010 г.) : тезисы докладов. – С.-Петербург, 2010. – С. 25.
43. Богуславский С.Г., Иванов В.А., Казаков С.И. и др. Черное море. – В кн.: Развитие морских наук и технологий в Морском гидрофизическом Институте за 75 лет / В.Н. Еремеев (ред.). – Севастополь: МГИ НАН Украины, 2004. – С. 375-393.
44. Бозин С.А., Филимонов В.С. Спонтанная биолюминесценция динофлагеллят в заливе Восток Японского моря // Океанология. –1985, Т. 25, вып. 3. – С. 509-512.
45. Бородин Д.В. Стимуляция биолюминесценции морских динофлагеллят: анализ методов // Экология моря.: сборник науч. трудов. – Севастополь, 2002. – Вып. 60. – С. 88-93.
46. Булгаков Н.П. Конвекция в океане. – М.: Наука, 1975. – 272 с.
47. Васильков Г.В. Паразитарные болезни рыб и санитарная оценка рыбной продукции // Сборник научных трудов. – М. : ВНИРО, 2005. – 269 с.
48. Ващенко М.А. Загрязнение залива Петра Великого Японского моря и его биологические последствия // Биология моря. – 2000. – Т. 26, № 3. – С. 149 – 159.
49. Введенский Н.Е. Избранные произведения. – М.: Изд-во АН СССР, 1950. – 855 с.
50. Вениаминов Н.Н., Смирнов А.В., Березин А.В., Тарасов А.Ю. Масс-спектрометрическое определение следов урана и тория в аэрозолях, отобранных на российской территории после аварии на японской АЭС «Фукусима-1» // Российский Химический Журнал. – 2012. – Т. 56, № 5–6. – С. 87.
51. Верещака А.Л. Особенности микромасштабного распределения желеде-лого макропланктона в Чёрном море у побережья Геленджика (август 2000 г.) // Океанология. – 2002. – Т. 42, вып. 1. – С. 91-97.
52. Виленчик М.М. Радиобиологические эффекты и окружающая среда. – М.: Энергоатомиздат, 1985 – 136 с.
53. Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического планктона. – М.: Наука, 1968. – 320 с.
54. Виноградов В.Н. Биологическая структура и продуктивность пелагиали Тропической Атлантики. – В кн.: Планктон и биологическая продуктивность Тропической Атлантики. – Киев: Наукова думка, 1971. – С. 214-252.
55. Виноградов М.Е. О современных задачах изучения экосистем океана // Вестник АН СССР, 1990. – № 1. – С. 88-97.
56. Виноградов М.Е., Гительзон И.И., Сорокин Ю.И. О пространственной структуре сообществ эвфотической зоне тропических вод океана // Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. – М.: Наука, 1971. – С. 255-264
57. Виноградов М.Е., Верещака А.П., Шушкина Э.А. Вертикальная структура зоопланктонных сообществ олиготрофных районов Северной Атлантики

- и влияние на неё экосистем гидротермальных полей // Океанология. – 1996. – Т. 36, №. – С. 71-79.
58. Владимиров В.Л., Урденко В.А. О взаимосвязи между индексом цвета и биолюминесценцией вод отдельных районов Мирового океана // Оптические методы изучения океанов и внутренних водоемов. – Новосибирск, 1979. – С. 65-68.
59. Воробьёв В.И. Биогеохимия и рыбоводство. – Саратов : МП Литера, 1993. – 224 с.
60. Воробьева Т.Л., Медведева С.Е. Видовой состав коллекции светящихся бактерий // Изв.Сиб.Отд. АН СССР. Сер. Биолог. – 1981. – Т.5, вып.1. – С. 69-75.
61. Воронина Н.М., Гительзон И.И. О суточном ритме свечения у *Pyrocystis pseudonociluca* // Физиологические основы экологии водных животных. – Севастополь, 1965. – С. 22-23.
62. Востоков С.В., Арашкевич Е.Г., Дриц А.В. и др. Эколого-физиологические характеристики гребневика *Beroe ovata* в прибрежной зоне Чёрного моря: численность, биомасса, размерная характеристика популяции, поведение, питание и метаболизм // Океанология. – 2001. – Т. 41, вып. 1. – С. 109-115.
63. Выскушенко Д.А. Влияние сульфата меди на сердечную деятельность прудовика озёрного (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata) при заражении партенитами трематод // Паразитология. – 2001. – Т. 5, вып. 4. – С. 320-324.
64. Гаврилова Н.А. Новые виды тинтинид в Черном море // Экология моря. – 2005. – Вып. 69. – С. 5-11.
65. Ганишин В.М., Данилов В.С. Клеточные сенсоры на основе бактериальной биолюминесценции // Сенсорные системы. – 1997. – № 11. – С. 245-255.
66. Гептнер М.В. Опыт построения типологии вертикального распределения океанического зоопланктона // Журн. общ.биол. – 1996. – Т. 57, № 1. – С. 44-66.
67. Гилева Э.А., Тимофеева Н.А., Тимофеев-Ресовский Н.В. Влияние однократного гамма-облучения ^{60}Co на рост культуры хлореллы // Радиобиология. – 1965. – Т. 5, вып. 5. – С. 732-734.
68. Гительзон И.И., Бакланов О.Г., Филимонов В.С. и др. Биолюминесценция как гидрооптический и биологический фактор в море // Труды Москов. об-ва испытат. природы. – 1965. – Т. 21. – С. 147-155.
69. Гительзон И.И. Биолюминесценция как общеокеаническое явление // Биолюминесценция в Тихом океане. – Красноярск, 1982. – С. 31-59.
70. Гительзон И.И., Родичева Э.К., Медведева С.Е., Примакова Г.А., Барцев С.И., Кратасюк Г.А., Петушков В.П., Межевикин В.В., Высоцкий Е.С., Заворуев В.В., Кратасюк В.А. Светящиеся бактерии. – Новосибирск: Наука, 1984. – 386 с.
71. Гительзон И.И. Живой свет океана. – М.: Наука, 1976. – 120 с.
72. Гительзон И.И. Биолюминесценция. – В кн: Биология океана. т. I. Биологическая структура океана. – М.: Наука, 1977. – С. 318-340.

73. Гительзон И.И., Левин Л.А., Шевырногов А.П., Утюшев Р.Н., Артёмкин А.С. Батифотометрическое зондирование пелагиали и возможности его применения для исследования пространственной структуры биоценоза. – В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. – М.: Наука, 1971. – С. 50-63.
74. Гительзон И.И., Левин Л.А. Зондирование биолюминесцентного поля // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. – М.: Наука, 1983. – С. 10-28.
75. Гительзон И.И., Чумакова Р.И. Люминесценция *Noctiluca miliaris* как пример авторегулируемой реакции в клетке. – В кн.: Физико-химические основы авторегуляции в клетках. – М., 1968. – С. 207-212. (Тр. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол.: Т. 28).
76. Гительзон И.И., Чумакова Р.И., Филимонов В.С., Левин Л.А., Дегтярёв В.И., Утюшев Р.Н., Шевырногов А.П. Биолюминесценция в море. – М.: Наука, 1969. – 183 с.
77. Гительзон И.И., Левин Л.А., Утюшев Р.Н., Черепанов О.А., Чугунов Ю.В. Биолюминесценция океана. – СПб: Гидрометеиздат, 1992. – 283 с.
78. Гительзон И.И., Гладышев М.И., Дегерменджи Ф.Г., Левин Л.А., Сидько Ф.Я. Экологическая биофизика и её роль в изучении водных экосистем // Биофизика. – 1993. – Т. 38, №6. – С. 1069-1078.
79. Гладышев М.И. Основы экологической биофизики водных систем. – Новосибирск: Наука, 1999. – 113 с.
80. Гнюбкин В.Ф. Циркадный ритм движений створок у двустворчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis* // Биология моря. – Т. 36, № 6. – 2010. – С. 415–424.
81. Гнюбкин В.Ф., Семеньков П.Г. Пороговые концентрации ионов цинка и меди для скатов хвостоклов // Биология моря. – 1994. – Т. 20, № 5. – С. 396-401.
82. Голубкова М.Г., Гродзинский Д.М. Межклеточные взаимодействия и восстановление популяции сине-зеленой водоросли *Plectonema Boryanum* после гамма-облучения // Радиобиология. – 1972. – Т. 12, вып. I. – С. 144-148.
83. Гордиенко А.П., Лебедева М.Н., Токарев Ю.Н. Численность бактериопланктона в экстремумах биолюминесценции в некоторых морях Средиземноморского бассейна // Экология моря. – 1980. – Вып. 2. – С. 15-21.
84. Гордеева К.Т., Шмелева А.А. Распределение численности и биомассы зоопланктона по акватории тропической Атлантики. – В кн.: В.Н. Грезе (ред.). Планктон и биологическая продуктивность Тропической Атлантики. – Киев: Наукова думка, 1971. – С. 174-214.
85. Грант В. Эволюция организмов – М.: Мир, 1980. – 408 с.
86. Грезе В.Н. Биологическая структура и продуктивность пелагиали тропической Атлантики // Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики. – Киев: Наукова Думка, 1971. – С. 214-252.
87. Грезе В.Н. Функциональная характеристика эпипелагической экосистемы южной Атлантики // Исследование структуры и механизмов функци-

- онирования морских экологических систем: Материалы Всесоюз. семинара (Севастополь, май 1974 г.). – Киев, 1974. – С. 18.
88. *Гренадер А.К.* О возможном механизме стимулирования пролиферации клеток различными повреждающими воздействиями // *Биофизика*. – 1984. – Т. 29, вып. 5. – С. 840-841.
89. *Григорьев Ю.Г.* Космическая радиобиология. – М.: Энергоиздат, 1982. – 176 с.
90. *Гродзинский Д.М.* Надежность растительных систем. – Киев: Наукова думка, 1983. – 367 с.
91. *Гродзинский Д.М.* Радиобиология растений. – Киев: Наукова Думка, 1989. – 384 с.
92. *Гродзинский Д.М., Коломиец К.Д., Гудков И.Н.* и др. Формирование радиобиологической реакции растений. – Киев: Наукова Думка, 1984. – 216 с.
93. *Громов В.В., Москвин А.И., Сапожников Ю.А.* Техногенная радиоактивность Мирового океана. – М.: Энергоатомиздат, 1985. – 272 с.
94. *Губанов В.И., Болтачёв А.Р., Копытов Ю.П.* Состояние загрязнения донных отложений Феодосийского залива нефтяными углеводородами и тяжёлыми металлами // *Экология моря*. – 2008. – Вып. 75. – С. 89-93.
95. *Гульков В.Н., Зайцев В.А., Кропоткин М.А.* и др. Оптико-физические средства исследования океана. – Л.: Судостроение, 1984. – 264 с.
96. *Давыдов С.Л., Тагасов В.И.* Тяжёлые металлы как супертоксиканты XXI века. – М.: РУДН, 2002. – 140 с.
97. *Данилов В.С., Ганишин В.М.* Бактериальные биосенсоры с биолюминесцентным выводом информации // *Сенсорные системы*. – 1998. – №12. – С. 56–68.
98. *Данилов В.С., Егоров Н.С.* Бактериальная биолюминесценция. – М.: МГУ, 1990. – 152 с.
99. *Даренская Н.Г., Козлова Б.Л., Акоев И.Г., Невская Г.Ф.* Относительная биологическая эффективность излучений. Фактор времени облучения. – М.: Атомиздат, 1968. – 376 с.
100. *Дворянинов Г.С., Журавлев В.М., Прусов А.В.* Метод максимальной энтропии в многомерном спектральном анализе // *Препринт МГИ АН Украины*. – Севастополь. – 1987. – 44 с.
101. *Дечев Г., Матвеев М.* Колебательные процессы в биологических системах как результат оптимального саморегулирования // *Биофизика*. – 1969. – Т.14, вып. 6. – С. 1114-1115.
102. *Дзюба С.М., Мищенко Л.Н., Ивановский Ю.А., Кулеманов В.Н.* Действие γ -облучения на оогенез двустворчатого моллюска *Ratinopecten Yessoensis* // 4 Всесоюз. конфер. по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. – Севастополь, апрель, 1986. Ч.2. – М., 1986. – С. 212-213.
103. *Дикарев В.П.* Состав липидов ночесветки и вопрос о ее систематическом положении // *Биология моря*. – 1982. – № 5. – С. 14-17.
104. *Доскин В.А., Лаврентьева Н.А.* Ритмы жизни. – М.: Медицина, 1991. – 174 с.

105. Доценко С.А., Рясинцева Н.И., Савин П.Т., Саркисова С.А. Специфические черты гидрологического и гидрохимического режимов и уровень загрязнения прибрежной зоны моря в районе Одессы // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна. – Севастополь : МГИ НАНУ, 1995. – С. 31-43.
106. Дьюсбери Д. Поведение животных. М.: Мир, 1981. – 480 с.
107. Евстигнеев П.В. О размещении люминесцентных органов у копепод рода *Pleuromamma* // Экология моря. – 1982. – Вып. 10. – С. 72-75.
108. Евстигнеев П.В. Биолюминесценция *Pleuromamma piseki* при электрической стимуляции. – Экология моря. – 1983. – вып. 14. – С. 56-62.
109. Евстигнеев П.В. Биолюминесценция морских копепод при различных видах стимуляции // Биологические ресурсы водоемов в условиях антропогенного воздействия: Сб. науч. тр. – Киев: Наук, думка, 1985 б. – С. 29-31.
110. Евстигнеев П.В. О влиянии силы и длительности электрического раздражения на характеристики светоизлучения морских копепод // Журн. общей биологии. – 1985 а. – Т.14, № 1. – С. 102-107.
111. Евстигнеев П.В. Раздражимость планктонных биолюминесцентов и биолюминесценция // Экологическая биологическая продуктивность Баренцева моря. – Мурманск: Кн. изд-во, 1986. – С. 61-63.
112. Евстигнеев П.В. Влияние тяжелых металлов на светоизлучение *Noctiluca miliaris* // Экология моря. – 1988 а. – Вып. 29. – С. 65-72.
113. Евстигнеев П.В. О раздражимости некоторых планктонных биолюминесцентов // Экология моря. – 1989. Вып. 32. – С. 72-77.
114. Евстигнеев П.В., Битюков Э.П. Биолюминесценция морских копепод. – Киев: Наукова думка, 1990. – 144 с.
115. Евстигнеев П.В. Биолюминесценция копепод как функция частоты раздражения // Экология моря. – 1990 а. – Вып. 36. – С. -92-96.
116. Евстигнеев П.В. Влияние ряда токсических соединений на биолюминесценцию морских копепод // Экспериментальная водная токсикология. – 1990 б. – № 14. – С. 105-119.
117. Евстигнеев П.В. Влияние солёности среды на биолюминесценцию копепод // Экология моря. – 1992 а. – Вып. 42. – С. 31-36.
118. Евстигнеев П.В., Битюков Э.П. О суточной ритмике биолюминесценции морских копепод и влиянии на неё температуры // Экология моря. – 1986. – Вып. 24. – С. 87-92.
119. Евстигнеев П.В., Битюков Э.П. О раздражимости пелагических биолюминесцентов различных филогенетических уровней // Вопр. эволюц. физиол.: 8-е совещ. по эволюц. физиологии. – Л., 1982. – С. 113.
120. Евстигнеев П.В. Исследование раздражимости копепод по их двигательной и биолюминесцентной реакции // Экология моря. – 1990 б. – Вып. 35. – С. 80-86.
121. Евстигнеев П.В. О раздражимости некоторых планктонных биолюминесцентов // Экология моря. – 1989. – Вып. 32. – С. 72-77.
122. Евстигнеев П.В. Светоизлучение морских копепод при различных видах раздражения // Экология моря. – 1986. – Вып. 22. – С. 70-75.

123. *Евстигнеев П.В.* Некоторые физиологические характеристики светоизлучения копепод. – Севастополь, 1988. – 16 с. – Деп. в ВИНТИ 15.03.88, № 2005-B88.
124. *Евстигнеев П.В.* Дифференциальная активность биолуминесцентных желез у веслоногих ракообразных // Гидробиол. журн. – 1992 б. – 28, №5. – С. 56-60.
125. *Евстигнеев П.В., Битюков Э.П.* Планктонные светящиеся водоросли и специфичность их светоизлучения. – Севастополь, 1990 в. – 44 с. – Рукопись деп. в ВИНТИ, № 279 – В90.
126. *Евстигнеев П.В., Серикова И.М.* Изучение воздействия нефти на биолуминесценцию планктонных организмов // Эксперим. водная токсикология. – 1987. – № 12. – С. 122-136.
127. *Евстигнеев П.В., Токарев Ю.Н.* Исследование биофизических характеристик светоизлучения и раздражимости перидиней в зависимости от их размеров // Молодые ученые и основные направления развития современной биологии: Тр. 16-й науч. конф. молодых ученых биол. фак. МГУ, Москва, 23 – 26 апр. 1985 г. – Ч. 2. – С. 103-107. – Рукопись деп. в ВИНТИ, № 5200-B85.
128. *Евстигнеев П.В., Хлыстова Л.М.* Светящиеся планктонные животные и их биолуминесценция в восточной части Центральной Атлантики // Вестник зоологии. – 1992. – № 6. – С. 68-72.
129. *Евстигнеев П.В., Щербатенко П.В.* Исследование биолуминесценции копепод Средиземного моря. – Деп. в ВИНТИ 06.02.87, № 201 В87
130. *Евстигнеев П.В., Битюков Э.П., Окологдов Ю.Б.* Видовой состав и специфичность биолуминесценции морских динофитовых водорослей // Ботанический журн. – 1993. – Т. 78, №6. – С. 1-15.
131. *Евстигнеев П.В., Драпун И.Е.* Некоторые особенности биолуминесценции остракод // Экология моря. – 1991. – Вып. 38. – С. 92-98.
132. *Евстигнеев П.В., Евстигнеев В.П.* Спонтанная биолуминесценция *Noctiluca scintillans* Sur. (Dinophyta) в монослое // Альгология. – 2005. – Т. 15, № 3. – С. 271 – 279.
133. *Евстигнеев П.В., Евстигнеев В.П., Токарев Ю.Н.* «Фенотипическое окно» и экспрессия биолуминесценции // Актуальные вопросы общей и молекулярной биофизики: материалы V Всеукраин. науч.-техн. конф., г. Севастополь, 2009 г. – Т. 2. «Биофизика и биофизическая медицина». – Севастополь: Изд-во СевНТУ, 2009. – С.184–186.
134. *Егоров В.Н., Г.Г. Поликарпов, С.К. Светашева.* Загрязнение Чёрного моря ртутью с речным стоком и способность его вод к самоочищению в результате протекания биогеохимических процессов // Оценка расположенных на суше источников загрязнения морей, омывающих государства СНГ: материалы международной конференции. – Севастополь, 1992. – С. 61 – 62.
135. *Егоров Ю.А.* Контроль радиационной обстановки в окружающей АЭС среде, управление радиационным состоянием системы АЭС – Окружающая среда // Радиационная безопасность и защита АЭС. – М.: Энергоатомиздат, 1987. – Вып. 12. – С. 76-98.

136. Ежегодник качества морских вод по гидрохимическим показателям за 2007 г. / Под ред. Коршенко А. Н., Матвейчук И. Г., Плотникова Т. И., Удовенко А. В. – Обнинск : Артифлекс, 2009. – 160 с.
137. Ждан-Пушкина С.М. Основы роста культур микроорганизмов. – Л.: Изд. Ленинградского Университета, 1983. – 188 с.
138. Жолдаков И.А., Даллакян Г.А., Максимов В.Н. Морские люминесцирующие бактерии как тест-организмы для исследования изолированного и комбинированного действия тяжелых металлов // Вестник Моск. Ун-та. Серия Биол., 1989. – № 3. – С. 64-68.
139. Журавлев А.И., Веселовский В.А., Кошеченко Н.Н. Биолюминесценция // Труды МОИП. – 1965 а. – Т. 21. – С. 19-50.
140. Журавлёв А.И. Проблемы биолюминесценции // Труды МОИП. – 1965 б. – Т. 21. – С. 184 – 194.
141. Заворуева Е.Н., Белянин В.Н. Светоиндуцированные изменения пигмента Р 700 у синезеленых микроводорослей // Известия СОАН СССР, сер. биол. наук. – 1985, вып. 1. – С. 72–78.
142. Заика В.Е., Морякова В.К., Островская Н.А., Цалкина А.В. Распределение морского микрозоопланктона. – Киев: Наукова Думка, 1976. – 92 с.
143. Заика В.Е., Покотилов С.Л., Шалапенко Л.С. Фототрофный пикопланктон. – В кн.: Ковалёв А.В., Финанко З.З. (ред.). Планктон Черного моря. – Киев: Наук, думка, 1993. – С. 68 – 74.
144. Заика В.Е. О связи размерной структуры *Mnemiopsis leidyi* в Чёрном море с динамикой его роста и размножения // Морск. экол. журн. – 2005. – Т. 4, № 3. – С. 59 – 64.
145. Заика В.Е., Сергеева Н. Морфология и развитие гребневика-вселенца *Mnemiopsis mscradyi* (Ctenophora, Lobata) в условиях Чёрного моря // Зоол. журн. – 1990. – Т. 69, вып. 2. – С. 5–11.
146. Заика В.Е., Токарев Ю.Н., Машукова О.В. Видовые различия гребневиков Чёрного моря в реакциях на изменение температуры // Морской экологический журнал. – 2014. – Т.13, №.1. – С.17-25.
147. Зайцев Ю.П., Полищук Л.Н., Настенко Е.А., Трофанчук Г.М. Сверхвысокие концентрации ночесветки в нейстали Черного моря // Доклады АН УССР, Серия Б. – 1988. – №10. – С. 67 – 69.
148. Завитаева Т.А., Севаньяев А.В., Пальна Г.Ф. Особенности цитогенетического действия малых доз ионизирующего излучения // Радиобиология. – 1984. – Т. 24, вып. 5. – С. 711-714.
149. Закладной Г.А., Меньшенин А.И., Перцовский Е.С. и др. Промышленное применение радиационной дезинсекции зерна // Атомная энергия. – 1982. – Т.52, вып. I. – С. 57-59.
150. Зарубина А.П., Мажуль М.М., Новоселова Л.А., Гапочка М.Г. Бактериальный люминесцентный биотест // Сенсорные системы. – 2005. – № 3. – С. 14-23.
151. Зарубин О.Л., Тришин В.В. Радіоактивне забруднення прісноводних екосистем 30-кілометрової зони відчуження. – В сб.: Чорнобиль. Зона відчуження / ред. В.І. Бар'яхтар. – Київ: Наук. Думка. (2001)– С. 100 – 120.

152. Захаров И.А., Тугаринов В.В. Радиочувствительность одноклеточной водоросли *Chlorella vulgaris* // Радиобиология. – 1964. – Т. 4, вып. I. – С. 92-95.
153. Земков Г.В., Журавлева Г.Ф. Ретроспективные и современные данные изучения кумулятивного токсикоза у рыб // Современные наукоёмкие технологии. – 2004. – № 1. – С. 31 – 36.
154. Зернова В.В. О биолюминесценции планктона в Индийском океане по материалам 35-го рейса экспедиционного судна «Витязь». – В кн.: «Биоэнергетика и биологическая спектрофотометрия». – М.: Наука, 1967. – С. 46-52.
155. Зигель Х., Зигель А. Некоторые вопросы токсичности ионов металлов // Пер. с англ. – М.: Мир, 1993. – 368 с.
156. Зиновьева Е.Г. Зависимость выживаемости *Paramecium caudatum* от их количества в единице объема при облучении рентгеновскими лучами // Доклады АН СССР. – 1958. – Т. 118, № 4. – С. 694-697.
157. Зотиков А.А. Действие ионизирующего излучения на светящиеся бактерии *V. Issatchenko* // Биофизика. – 1960. – Т. 5, вып. 2. – С. 170-175.
158. Иванов В.А., Показеев К.В., Совга Е.Е. Загрязнение Мирового океана // Учебное пособие. – М.: МАКС Пресс, 2006. – 164 с.
159. Иванов В.А., Богуславский С.Г., Иващенко И.К. Формирование куполообразных изоповерхностных физических и химических характеристик Черного моря // Морской гидрофизический журнал. – 1998. – №3. – С. 13-20.
160. Ивановский Ю.А. Стимулирующее действие гамма-облучения и алкилирующих соединений на жаброногого рака *Artemia salina*. Сообщение I. Стимуляция продолжительности жизни *Artemia salina*, выключившихся из облученных или обработанных алкилирующими соединениями цист // Радиобиология. – 1980 а. – Т. 20, вып. I. – С. 62-69.
161. Ивановский Ю.А. Стимулирующее действие гамма-облучения и алкилирующих соединений на жаброногого рака *Artemia salina*. Сообщение 2. Влияние гамма-радиации и химических мутагенов на рост *A.salina* // Радиобиология. – 1980 б. – Т. 20, вып. 2. – С. 303-306.
162. Игнатьева О.Г., Е.И. Овсяный, А.С. Романов и др. Комплексная оценка загрязнения донных отложений Севастопольской бухты // Система контроля окружающей среды: Мониторинг и модели. – Севастополь: ЭКО-СИ-Гидрофизика, 2003. – С. 93 – 95.
163. Израэль Ю.А. Экология и контроль состояния природной среды. – М.: Гидрометеиздат, 1984. – 560 с.
164. Израэль Ю.А., Цыбань А.Б. Антропогенная экология океана. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 527 с.
165. Ильин Ю.П., Рябинин А.И., Кальченко Ю.А. и др. Содержание и изменчивость тяжелых металлов и других микроэлементов в поверхностных и подземных водах Крыма // Наук. праці УкрНДГМІ. – 2003. – Вип. 252. – С. 66 – 72.
166. Информация об аварии на Чернобыльской АЭС и ее последствиях, подготовленная для МАГАТЭ // Атомная энергия. – 1986. – 61, вып. 5. – С. 301-320.

167. Казначеев В.П. Информационная функция сверх слабых световых потоков в биологических системах // Труды Центр. научно-исслед. лабор. Новосибирского мединститута. – 1968. – Т. 4. – С. 7-19.
168. Календо Г.С. Межклеточные взаимодействия и популяционный уровень защиты // Медицинская радиология. – 1975. – 20, № 1. – С. 28-30.
169. Календо Г.С. Ранние реакции клеток на ионизирующее излучение и их роль в защите и сенсбилизации. – М.: Энергоиздат, 1982. – 96 с.
170. Камардин Н.Н., Любимцев В.А., Корниенко Е.Л. и др. Осфрадиальный хемосенсорный орган как первоначальное звено адаптивной реакции кардиосистемы моллюсков на действие тяжёлых металлов // IV Международная конференция «Современные проблемы гидроэкологии» (С.-Петербург, 11–15 окт., 2010 г.): тезисы докладов. – С.-Петербург, 2010. – С. 78.
171. Каменкович В.М., Кошляков М.Н., Монин А.С. Синоптические вихри в океане. – Л.: Гидрометеиздат, 1982. – 263 с.
172. Карлин Л.Н., Ключиков Е.Ю., Кутько В.П. Мелкомасштабная структура гидрофизических полей верхнего слоя океана. – М.: Гидрометеиздат, 1988. – 162 с.
173. Карнаухов В.Н., Кергиенцев А.С., Яшин В.А. Люминесцентный метод биоиндикации состояния экосистем. – Пушкино, 1982. – 24 с. – (Препринт / АН СССР. (ОНТИ НЦБИ).
174. Катков А.Е. Введение в региональную радиоэкологию моря. – М.: Энергоатомиздат, 1985. – 160 с.
175. Катульский Ю.Н. Методические основы экспериментального изучения совместного действия ксенобиотиков // Гигиена и санитария, 1990. – № 4. – С. 71-75.
176. Катц Б. Нерв, мышцы и синапс. – М.: Мир, 1986. – 221 с.
177. Керкис Ю.Я. Современное состояние радиочувствительности и некоторые направления исследований в этой области // Радиобиология. – 1967. – Т. 7, вып. 2. – С. 251-257.
178. Керкис Ю.Я. О пороговом эффекте ионизирующей радиации и других мутагенов // Информац. бюллет. «Радиобиология». – 1977. – Вып. 20. – С. 89-90.
179. Кесслер Ф. Бактериальная люминесценция – чувствительный инструмент индикации загрязнения окружающей среды. – В кн.: Биолюминесценция в Тихом океане. Красноярск, 1982, С. 394-403.
180. Кириллова Т.Н., Кудряшева Н.С., Абдулин И.А. Внешний эффект тяжёлого атома в электронно-возбужденных ферментативных системах // Тез. Докл. IV съезда фотобиологов России (Саратов, 26–30 сент., 2005 г.). – Саратов, 2005. – С. 248.
181. Киричук Г.Е., Стадниченко А.П. Влияние трематодной инвазии и ионов цинка водной среды на гемоциты и некоторые показатели *Planorbarius purpura* (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata: Bulinidae) // Гидробиол. журн. – 2010. – Т. 46, № 5. – С. 111–120.

-
182. *Кирюхина Л.Н., Миронов О.Г.* Химическая и микробиологическая характеристика донных осадков сева­сто­польских бухт в 2003 году // *Экология моря*. – 2004. – Вып. 66. – С. 53–58.
183. *Киселев И.А.* Планктон морей и континентальных водоемов. – Л.: Наука, 1969. – Т. 1. – 658 с.
184. *Клишко О.К., Авдеев Д.В., Голубева Е.М.* Особенности биоаккумуляции тяжёлых металлов у моллюсков в аспекте оценки состояния окружающей среды // *ДАН РАН*. – 2007. – Т. 413, № 1. – С. 132 – 134.
185. *Кляшторин Л.Б., Любушин А.А.* Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. – М.: Изд-во ВНИРО, 2005. – 235 с.
186. *Ковалев А.В.* Изменчивость некоторых планктонных Copepoda (Crustacea) в морях средиземноморского бассейна // *Биология моря*. – 1969. – Вып. 17. – С. 144–196.
187. *Ковалев А.В.* Структура зоопланктонных сообществ Атлантики и Средиземноморского бассейна / Отв. ред. З. З. Финенко. – Киев: Наук. Думка, 1991. – 144 с.
188. *Ковальчук Л.А., Чащин А.К., Боровская Р.В.* Статистический анализ сопряжённости концентраций мнемниопсиса и температуры поверхностного слоя Чёрного моря, полученной с ИСЗ // *Сборник научных трудов*. – Керчь : ЮгНИРО, 1996. – Т. 42. – С. 177–183.
189. *Коггл Д.Е.* Биологические эффекты радиации. – М.: Энергоатомиздат, 1986. – 184 с.
190. *Козлов В.Ф.* Справочник по радиационной безопасности // М.: Энергоатомиздат, 1987. – 192 с.
191. *Колесников А.Н.* Распределение зоопланктона в водах архипелага Туамоту. – В сб.: (С.Г. Богуславский, О.Р. Лундберг – ред.). *Гидрофизические исследования Тихого и Атлантического океанов в кругосветном плавании НИС «Михаил Ломоносов»*. – Севастополь: Изд-во МГИ АН УССР, 1967. – С. 38 – 44.
192. *Комаров В.П., Петин В.Г.* Математическое описание эффектов одновременного действия ионизирующей радиации и гипертермии на клетки млекопитающих // *Мед. Радиол.*, 1985. – Т. 30, № 7. – С. 41-46.
193. *Кондрашова М.Д., Савин В.Н., Архипов М.В.* К вопросу о механизмах радиочувствительности у растений // *Радиобиология*, 1989. – Т. 29, вып. 2. – С. 251-255.
194. *Кондратьев Е.Н.* Светящиеся бактерии. – Новосибирск: Наука. 1984. – 279 с.
195. *Константинов А.С.* Общая гидробиология. – М.: Высшая школа. – 1986. – 472 с.
196. *Конькова А.Ф., Мигай И.А., Шехаева О.М.* и др. Физико-химические закономерности адаптации организма к экстремальным воздействиям // *Изв. АН СССР, серия Биологическая*. – 1987. – № 1. – С. 104-118.
197. *Кордюм Е.Л., Сытник К.М.* Концепция стресса. – В кн.: *Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов* / ред. Е.Л. Кордюм. – Киев: Наук. Думка, 2003. – С. 11 – 30.
-

198. Костова С.К., Поповичев В.Н. Распределение ртути в акватории черноморского побережья Крыма // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: сборник научных трудов. – Севастополь, 2002. – Вып. 1(6). – С. 118 – 127.
199. Костяев В.Я. Влияние фенола на гидрохимический режим, фитопланктон и фитообрастания в искусственных водоемах. – В сб.: Влияние фенола на гидробионтов. – Л.: Наука, 1973. – С.119-151
200. Кочетов О.В., Тарусов В.Н. Сверхслабая хемилюминесценция листьев водных растений при действии солей тяжелых металлов // Биофизика. – 1975. – Т. 10. – Вып.3. – С. 537-539.
201. Коштовац Х.С. О зависимости биологического свечения ночесветки от состояния реактивных групп белка и обмена веществ // Доклады АН СССР. 1953. – Т. 101, № 5. – С. 102-111.
202. Коштовац Х.С. Основы сравнительной физиологии. 2. Сравнительная физиология нервной системы. – М.: Изд. АН СССР, 1957. – 636 с.
203. Красавин Е.А., Козубек С. Принцип попадания и современная радиобиология // Эвристичность радиобиологии: Сб. научных трудов. – Киев: Наукова Думка, 1988. – С. 4-23.
204. Кратасюк В.А., Гительзон И.И. Бактериальная биолюминесценция и биолюминесцентный анализ // Биофизика. – 1982. – Т. 27, вып. 6. – С. 937-953.
205. Кронгауз А.Н. Дозиметрия ионизирующих излучений // Медицинская радиология. – 1982. – № 4. – С. 72-79.
206. Крылов С.А. Топография желез и характеристика свечения *Metrida pacifica* // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. наук. – 1969. – Т. 3, №15. – С. 104 – 109.
207. Кудряшов Ю.Б., Беренфельд Б.С. Основы радиационной биофизики. – М.: Изд. МГУ. 1982. – 304 с.
208. Кузин А.М. Стимулирующее действие ионизирующего излучения на биологические процессы. – М.: Атомиздат, 1977. – 136 с.
209. Кузин А.М. О реальности оценок риска от гамма-облучения в малых дозах // Радиобиология. – 1978. – Т. 18, вып. 3. – С. 395-399.
210. Кузин А.М., Вагабова Э.М. О роли совместного действия видимого света и ионизирующей радиации в стимуляции развития растений // Радиобиология. – 1978. – Т. 18, вып. 2. – С. 242-245.
211. Кузин А.М. О различии ведущих молекулярных механизмов при действии гамма-радиации на организм в больших и малых дозах // Изв. АН СССР, серия биол. – 1980. – № 6. – С. 883-890.
212. Кузьмина В.В. Механизмы негативного влияния тяжёлых металлов на процессы экзотрофии у рыб // Современные проблемы гидроэкологии: IV Международная конференция (С.-Петербург, 11-15 окт., 2010 г.): тезисы докладов. – С.-Петербург, 2010. – С. 97.
213. Куликовский В.В. Влияние интенсивной умственной нагрузки на ночной сон // Физиология человека. – 1985. – Вып. 11. – С. 247–251.
214. Кун М.С. Зоопланктон дальневосточных морей. – М. : Пищевая пром-ть, 1975. – 150 с.

-
215. Куценко С.А. Основы токсикологии. – С.-Петербург, 2002. – Т. 4. – 119 с.
216. Кузморская А.П. О зоопланктоне Черного моря // Труды АзЧерНИРО. – 1950. – № 14. – С. 177-214.
217. Лабас Ю.А. Исследование светочувствительной биолюминесцентной системы гребневика // Механизмы работы рецепторных элементов органов чувств. – М. – Л.: Наука, 1973. – С. 69-72.
218. Лабас Ю.А. О приспособительном значении люминесценции для низших групп морских организмов. В кн.: Экспериментальная экология морских организмов. – Владивосток, 1976. – С. 111-115.
219. Лабас Ю.А. Пусковые механизмы и приспособительный смысл биолюминесценции у гребневиков // Биолюминесценция в Тихом океане. – Красноярск, 1982. – С. 136-149.
220. Лабас Ю.А., Гордеева А.В. Как возникла биолюминесценция? – В кн.: Вод. экосистемы и организмы. – СПб: МАКС Пресс, 2000. – С. 76–80.
221. Лабас Ю.А., Маковский В.С., Алгамбетов Т.И. Пусковые механизмы биолюминесценции у гребневика *Bolinopsis infundibulum* // 14-й Тихоокеанский научный конгресс. – Хабаровск, 1979. – С. 30-31.
222. Лазоренко Г.Е., Ланская Л.А. Радиочувствительность некоторых одноклеточных водорослей // Радиочувствительность и процессы восстановления у животных и растений. – Ташкент, 1979. – С. 206.
223. Лазоренко Г.Е., Поликарпов Г.Г., Ланская Л.А. Действие гамма-облучения на ряд одноклеточных водорослей и влияние полисахарида природного происхождения на их выживаемость // Морская радиохемозкология и проблема загрязнений. – Киев: Наукова Думка, 1984. – С. 153-161.
224. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1973. – 343 с.
225. Ларин А.А., Павленко Л.Ф., Скрыпник Г.В. Загрязнение прибрежной акватории Российского причерноморья нефтяными компонентами // Морск. экол. журнал. – 2011. – № 2. отд. вып. – С. 49 – 55.
226. Латманисова Л.В. Очерк физиологии возбуждения. – М.: Высш. школа, 1972. – 272 с.
227. Левин Л.А. Зондирование биолюминесцентного поля океана и возможность его использования для выявления пространственной структуры биоценозов (метод, аппаратура и некоторые результаты исследования). – Автореф. дисс. канд. техн. наук. – Красноярск: Ин-т физики им. Л.В. Киренского, 1972. – 27с.
228. Левин Л.А., Фиш А.М. Биолюминесценция моря. – В кн.: Физика твёрдого тела. Биофизика. Красноярск: ИБФ СО РАН, 1987. – С. 164-168.
229. Левина М.З., Гапочка Л.Д., Веселаго И.А. Соотношение чувствительности и устойчивости гидробионтов при токсическом воздействии на примере модельной популяции водорослей // Вест. Моск. ун-та. Серия Биолог. – 1987. – № 3. – С. 52-55.
230. Ли Д.Е. Действие радиации на живые клетки. – М.: Гос. изд. лит-ры по атомной науке и технике Гос. комитета по использованию атомной энергии СССР, 1963. – 287 с.
-

231. Линник П.Н. Содержание лабильной фракции металлов в поверхностных водах как важный элемент при оценке их потенциальной токсичности // Гидробиол. журн. – 2010. – Т. 46, № 6. – С. 90–104.
232. Лисенков А.Н. Математические методы планирования многофакторных медико-биологических экспериментов. – М., Медицина, 1979. – 343 с.
233. Лопухина О.А., Рылькова О.А., Гаврилова Н.А., Губанова В.В., Кемп Р.Б. Вклад различных групп микрогетеротрофов в суммарную биомассу микропланктона Севастопольской бухты // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии (к 100-летию Г.Г. Винберга). Сб. научных трудов (Алимов А.Ф., Бульон В.В. – ред.). – М, 2006. – С. 189 – 198.
234. Майр Э. Зоологический вид и эволюция // М.: Мир, 1974. – 460 с.
235. Макарова Н.Л. Закономерность линейного роста веслоногих ракообразных // Гидробиол. журн. – 1974. – Т.3, № 10. – С. 84-89.
236. Мамаева Н.В. Планктонные инфузории Черного моря в районе г. Геленджик по данным сезонных наблюдений // Сезонные изменения черноморского планктона. – М: Наука, 1983. – С. 112-123.
237. Манцыгин Ю.А., Назарова Л.Ф., Кузин А.М. О действии малых доз гамма-радиации на клетки млекопитающих в культуре // Радиобиология. – 1981. – Т. 21, вып. 1. – С. 109-113.
238. Марпл-мл. С.Л. Цифровой спектральный анализ и его приложения. – М.: Мир, 1990. – 582 с.
239. Мартыненко С.В. Гидрофизические характеристики восточной экваториальной Атлантики. – В кн.: Зуев Г.В. (ред.). Продуктивность экваториальной Атлантики. – Киев: Наукова думка, 1990. – С. 17-56.
240. Матвеев В.В., Соколов А.Ф. Фотоэлектронные умножители в сцинтилляционных счетчиках. – М.: Гос. изд-во лит-ры в области атомной науки и техники, 1962. – 156 с.
241. Машукова О.В. Суточная ритмика светоизлучения черноморского гребневика-вселенца *Beroe ovata* Mayer, 1912 (Ctenophora: Beroida) // Экология моря. – 2009. – Вып. 79. – С. 15 – 20.
242. Машукова О.В., Токарев Ю.Н., Ханайченко А.Н., Василенко В.И. Изменение характеристик биолюминесценции черноморского гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz в онтогенезе // Морск. экол. журн. – 2010. – Т. 9, № 4. – С. 76–85.
243. Машукова О.В., Ханайченко А.Н., Токарев Ю.Н., Бурмистрова Н.В. Влияние питания на биолюминесцентные характеристики гребневика *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora: Lobata) // Экология моря. – 2008. – Вып. 75. – С. 42–47.
244. Машукова О.В., Токарев Ю.Н., Бурмистрова Н.В. Характеристики светоизлучения черноморских гребневиков-вселенцев *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) и *Beroe ovata* (Mayer, 1912) // Актуальные вопросы теоретической и прикладной биофизики, физики и химии «БФФХ – 2008»: Материалы IV Всеукраин. науч.-техн. конф., г. Севастополь, 21 – 26 апреля 2008 г. – Севастополь: Изд-во СевНТУ, 2008. – С. 157–160.
245. Машукова О.В., Токарев Ю.Н. Вариабельность характеристик биолюминесценции черноморского гребневика *Beroe ovata* (Ctenophora: Beroida)

- в связи с условиями питания // Экология моря. – 2009. – Вып. 77. – С. 23 – 27.
246. Машукова О.В., Токарев Ю.Н. Воздействие тяжёлых металлов на свечение *Beroe ovata* (STENOPHORA: BEROIDA) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 7(26). – С. 229-242.
247. Машукова О.В., Токарев Ю.Н. Биолюминесценция черноморского гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi* A.Agassiz 1865 как тест его физиологического состояния // Вестник Прикаспия. – 2015. – №3. – С. 38-44.
248. Метелев В.В., Канаев А.И., Дзасохова Н.Г. Водная токсикология. – М. : Колос, 1971. – 274 с.
249. Минкина Н.И., Павлова Е.В. Суточные изменения интенсивности дыхания гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Чёрном море // Океанология. – 1995. – Т. 35, вып. 2. – С. 241–245.
250. Миронов Г.Н. Питание планктонных хищников. I. Питание ноктилюки // Труды СБС. – 1954. – Т. 8. – С. 320-340.
251. Миронов О.Г., Кирюхина Л.Н., Алёмов С.В. Санитарно-биологические аспекты экологии Севастопольских бухт в XX веке // Севастополь: ЭКО-СИ-Гидрофизика, 2003. – 185 с.
252. Мисоноу Т., Минеева Л.А. Действие качественного состава света на активность фотосинтетического аппарата *Chlorella sp.* // Вестник Моск. Ун-та. Серия Биол., 1989. – № 3. – С. 46-51.
253. Михальченко Г.А. Радиолюминесцентные источники // ПТЭ. – 1965. – Вып. 1. – С. 157-161.
254. Морозов Н.П., Патин С.А., Демина Л.Л. Переходные и тяжелые металлы в водах Северной Атлантики // Тр.океаногр. ин-та. – 1975. – 127. – С. 77-94.
255. Мошаров С.А., Корсак М.Н., Серова Е.М., Даллакян Г.А. Особенности токсического влияния меди на различные фитопланктонные сообщества Балтийского моря // Вестн. Моск. Ун-та. Биология моря. – 2009. – Сер. 16, № 3. – С. 34 – 38.
256. Мур Дж. В., Рамамурти С. Тяжёлые металлы в природных водах. Контроль и оценка влияния. – М. : Мир, 1987. – 280 с.
257. Нарусевич Т.Ф., Нарусевич Е.П., Шевченко С.Н. Автотрофия *Noctiluca miliaris* и ее проявление в различных условиях обитания // Гидробиол. журн. – 1988. – Т. 24, № 4. – С. 26-30.
258. Нарусевич Т.Ф., Токарев Ю.Н. Фитопланктон и биолюминесценция в Средиземном море в летний период // Гидробиол. журн. – 1989. – Т. 25, № 6. – С. 10-16.
259. Нарусевич Т.Ф., Шайда В.Г., Евстигнеев П.В., Давыдов В.В. Взаимосвязь структуры фитопланктона и биолюминесценции как средство мониторинга Черного моря. – В кн.: Материалы конференции «Экология и рациональное использование природных ресурсов южного региона Украины». МГИ, 1984. – Ч.2. – С. 273-276. Деп. в ВИНТИ № 6612-84.
260. Насонов Д.Н. Роль энергии раздражающего тока при возникновении возбуждения в нервном волокне // Физиол. журн. СССР. – 1955. – Т. 41, № 4. – С. 554 – 557.

261. Насонов Д.Н. Местная реакция цитоплазмы и распространяющееся возбуждение. – М.: Изд. АН СССР, 1959. – 435 с.
262. Настенко Е.В. Формирование планктонных комплексов предустьевых акваторий северо-западной части Черного моря в условиях влияния антропогенных факторов // 2 Всесоюзн. конфер. по биологии шельфа: Тез. докл. – Ч. I. – Киев: Наукова Думка, 1978. – С. 70-71.
263. Несис К.Н. Стимуляция биолюминесценции у головоногих моллюсков // Океанология. – 1976. – Т. 16, вып. 1. – С. 150-154.
264. Никитин В.Н. Пищевые связи организмов пелагиали Черного моря // Доклады АН СССР. – 1948. – Т. 63, вып. 5. – С. 569-572.
265. Никитин С.А. Введение в радиобиологию. – Киев: Госмедиздат УССР, 1958. – 184 с.
266. Обатуров Г.Н. Биофизические модели радиобиологических эффектов. – М.: Энергоатомиздат, 1987. – 152 с.
267. Омельченко С.О., Граб Ю.А., Залевская И.Н., Руднева И.И. Содержание тяжёлых металлов в тканях некоторых черноморских рыб и их влияние на уровень окислительной модификации белков // Биология, химия. – 2007. – Т. 20 (59), № 3. – С. 59-64.
268. Оранский И.Е., Царфис П.Г. Хронобиология и хронобальнеофизioterapia – М.: Высш. шк., 1989. – 157 с.
269. Онанко Ю.И. Радиорезистентность планктонных ракообразных // Рыбное хозяйство. – 1973. – № 3. – С. 18-20.
270. Островская Н.А., Морякова В.К. Неравномерность распределения и изменчивость концентраций микрозоопланктона в Черном море в позднелетний период // Динамика вод и продуктивность планктона Черного моря. – М, 1988. – С. 323 – 340.
271. Островская Н.А., Скрябин В.А., Загородняя Ю.А. Микрозоопланктон / Планктон Черного моря. – Киев: Наук, думка, 1993. – С. 168-174.
272. Павлова Е.В. Энергетический обмен и потребность в пище черноморской ночесветки *Noctiluca miliaris* Sur. // Экология моря. – 1970. – Вып. 19. – С. 104-118.
273. Павлова Е.В. Метаболизм средиземноморского зоопланктона. – В кн.: Биологическая структура и продуктивность планктонных сообществ Средиземного моря. – Киев : Наук, думка, 1975. – С. 124-144.
274. Павловская Т.В. Распределение микрозоопланктона в прибрежных водах Черного моря // Биология моря. – 1976. – Вып. 36. – С. 75 – 83.
275. Параничев Л.Г., Пастухов А.Ф., Резенков Е.М., Беляков Ю.М. О гидрофизическом режиме северной части Тропической Атлантики.- В кн.: Результаты исследований северной части тропической зоны Атлантического океана по программе «ДЕКАЛАНТ». – Б.А. Нелепо (ред.). – Севастополь: Изд-во МГИ НАНУ, 1975. – С. 43-54.
276. Пархоменко И.М., Зарубина А.П., Романова И.А., Сидякина Т.М., Юдина Т.П. Перспективы использования микроорганизмов в качестве биосенсоров малых доз ионизирующей радиации // Вестник Моск. Ун-та. – 2001. – Серия 16. Биология, №2. – С. 33-40.

277. *Парчевская Д.С.* Статистика для радиоэкологов. – Киев: Наукова Думка, 1969. – 114 с.
278. *Парчевская Д.С.* Выбор модели и расчет последствий аварийного нарушения целостности упаковки с радиоактивными отходами на дне океана: перенос радионуклидов и мощность дозы для придонных и донных организмов // *Морская радиохемозэкология и проблема загрязнений*. – Киев: Наукова Думка, 1984. – С. 7-14.
279. *Патин С.А.* Химическое загрязнение и его влияние на гидробионтов. – В кн.: *Океанология. Биология океана*. – 2. – М.Е. Виноградов (ред.). – М.: Наука, 1977. – С. 322-331.
280. *Патин С.А.* Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана – М. : Пищ. промсть, 1979. – 304 с.
281. *Патин С.А.* Нефть и экология континентального шельфа // М.: ВНИРО. – 2001. – 248 с.
282. Перечень предельно допустимых концентраций и ориентировочно безопасных уровней воздействия вредных веществ для воды рыбохозяйственных водоёмов / Ред.: С. Н. Анисова, С. А. Соколова, Т.В. Минева и др. – М. : Мединор, 1995. – 221 с.
283. *Пелевин В.Н.* Солнечное излучение в океане. – В кн.: *Оптика океана*. Т.1. Физическая оптика океана. – А.С. Монин (ред.). – М.: Наука, 1983. – С. 249-293.
284. *Петин В.Г., Полит В.* Влияние мощности дозы излучения на выживаемость и восстановление дрожжевых клеток // *Радиобиология*. – 1969. – Т. 9, вып. 4. – С. 492-499.
285. *Петин В.Г., Комаров В.П., Жураковская Г.Г.* Теоретическое описание и экспериментальная проверка зависимости синергизма от мощности дозы // *Эвристичность радиобиологии* / Сб. науч. тр. – Киев: Наукова Думка, 1988. – С. 68-81.
286. *Петипа Т.С.* О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря // *Труды СБС*. – 1957. – Т. 9. – С. 39-57.
287. *Пицык Г.К., Георгиева Л.В.* Распределение численности и биомассы фитопланктона по акватории тропической Атлантики. – В кн.: В.Н. Грезе (ред.). *Планктон и биологическая продуктивность Тропической Атлантики*. – Киев: Наукова думка, 1971. – С. 90-122.
288. *Поликарпов Г.Г.* Радиоактивные изотопы и ионизирующие излучения в морской биологии // *Труды СБС*. – 1960. – Т. 13. – С. 275-292.
289. *Поликарпов Г.Г.* Радиоэкология морских организмов. Накопление и биологическое действие радиоактивных веществ. – М.: Атомиздат, 1964. – 295 с.
290. *Поликарпов Г.Г.* Радиоэкологические аспекты проблемы удаления радиоактивных отходов в морскую среду // *Морская радиохемозэкология и проблема загрязнений*. – Киев.: Наукова Думка, 1984. – С. 5-7.
291. *Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н.* Морская динамическая радиохемозэкология. – М.: Энергоатомиздат, 1986. – 176 с.
292. *Поликарпов И.Г., Сабурова М.А., Манжос Л.А., Павловская Т.В., Гаврилова Н.А.* Биологическое разнообразие микропланктона прибрежной

- зоны Черного моря в районе Севастополя (2001 – 2003 гг.) // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). – Севастополь, 2003. – С. 16-42.
293. Понырин Л.С., Сидоренко В.А. Роль атомных источников тепла в централизованном теплоснабжении // Вестник АН СССР. – 1985. – № 12. – С. 30-42.
294. Проссер Л. Сравнительная физиология животных. – М.: Мир, 1977. – 608 с.
295. Пшеницына В.Н. Региональный подход к биоиндикации загрязненных вод // Водные ресурсы. – 1986. – № 1. – С. 123-127.
296. Радченко Л.А. Влияние гамма-облучения на выживаемость *Artemia salina* (L) // Радиобиология. – 1982. – Т. 22, вып. 3. – С. 423-426.
297. Радченко Л.А. Комбинированное действие на артемию гамма-облучения, температуры и солености // Морская радиохемоэкология и проблема загрязнений. – Киев: Наукова Думка, 1984. – С. 133-149.
298. Разюлите Р.И., Янкавичус К.К., Янкавичуте Г.Ю. Развитие планктических организмов в синтетической среде под действием гамма-облучения // Вопросы эпидемиологии и гигиены в Литовской ССР. – Вильнюс, 1971. – С. 83-87.
299. Расторгуев С.М., Завильгельский Г.Б. Лих-биосенсор для детекции ионов мышьяка // Биотехнологии. – 2001. – № 2. – С. 77-82.
300. Рогатых Н.П. Эффекты малых доз ионизирующих излучений в популяциях хлореллы: Авторефер. дисс... канд. биол. наук. – М., 1970. – 26 с.
301. Романова З.А., Аболмасова Г.И., Финенко Г.А. Стратегия размножения *Mnemiopsis leidyi* в прибрежных водах Чёрного моря // Морська гідробіологія. – 1991. – Т. 31, № 2. – С. 197 – 198.
302. Романовский Ю.М., Тихомирова Н.К., Хургин Ю.И. Электромеханическая модель фермент-субстратного комплекса // Биофизика. – 1979. – 24, вып. 3. – С. 442-447.
303. Рубанович А.В. Общая модель радиационного поражения и форма кривой доза-эффект // Радиобиология. – 1978. – Т. 18, вып. 2. – С. 246-252.
304. Руднева И.И., Скуратовская Е.Н., Дорохова И.И. и др. Биоиндикация экологического состояния морских акваторий с помощью биомаркёров рыб // Вод. ресурсы. – 2011. – Т. 38, № 1. – С. 92 – 98.
305. Рудяков Ю.А. Биолюминесцентный потенциал и его связь с концентрацией светящегося планктона // Океанология. – 1968. – Т. 8, № 5. – С. 888-894.
306. Рудяков Ю.А., Воронина Н.Н. Планктон и биолюминесценция в Красном море и Аденском заливе // Океанология. – 1967. – Т. 7, вып. 1. – С. 1076-1084.
307. Рудяков Ю.А., Цейтлин В.Б. Биомасса мезопланктона и биолюминесценция в батипелагиали океана // Океанология, 1989. – Т. 29, вып. 5. – С. 819-824.
308. Рудяков Ю.А. Изучение люминесценции пелагических остракод / Биоэнергетика и биологическая спектрофотометрия. – М.: Наука, 1967. – С. 52-61.

-
309. Румшинский Л.З. Элементы теории вероятностей. – М.: Государственное изд-во физ.-мат. литературы, 1963. – 156 с.
310. Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. – М.: Мир, 1986. – 404 с.
311. Саломатин А.С., Шевцов В.П., Юсупов В.И. Рассеяние звука и тонкая структура гидрофизических полей в океане. – В кн.: Исследования гидрофизических полей пелагиали акустическими методами. – Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1983. – С. 27-34.
312. Светашева С.К. Загрязнение ртутью воды, грунта и рыб Севастопольской бухты // Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. – Киев, 1993. – С. 67 – 70.
313. Светличный Л.С., Яркина И.Я. Ритмы двигательной активности *Calanus helgolandicus* (Crustacea. Copepoda) // Зоол. журн. – 1989. – 68. вып. 6. – С. 50-55.
314. Серебровский А.С. Некоторые аспекты органической эволюции. – М.: Наука, 1973. – 168 с.
315. Скрипник И.А., Секундяк Л.Ю., Кирсанова Е.В. Воздействие металлов на черноморский фитопланктон в экспериментах *in situ* // Екологічні проблеми Чорного моря : Матеріали до 4-го Міжнар. Симпозіуму (Одеса, 31 жовтня – 1 листопада, 2002 р.) : тези докл. под ред. Г.Г. Мінічева, Б.М. Кац. – Одеса : ОЦЕГШ, 2002. – 327 с.
316. Скрябин В.А. Видовое разнообразие // Биопродукционная система крупномасштабного океанического круговорота / Под ред. В.Н. Грезе. – К.: Наук. думка, 1984. – С. 139-146.
317. Скрябин В.А. Автореферат на соиск. учен. степени канд. биол. наук, Севастополь, 1985. – 20 с.
318. Слипецкий Д.Я., Токарев Ю.Н., Василенко В.И. Лабораторный измерительный комплекс «Свет» для изучения характеристик биолюминесценции планктона // Тезисы IV Всеукраинской научно-практической конференции молодых ученых по проблемам Черного и Азовского морей «Понт Эвксинский – 2005» (24 – 27 мая 2005 г.). – Севастополь, 2005. – С. 126-127.
319. Снегирева Г.И. Исследование хемилюминесценции сыворотки крови после облучения организма // Радиобиология. – 1981. – Т. 21, вып. 1. – С. 114-116.
320. Сорокин Ю.И. Продукция микрофлоры. – В кн.: Биология океана. Т.2. Биологическая продуктивность океана. / М.Е. Виноградов (ред). – М.: Наука, 1977. – С. 209-233.
321. Спозито Г. Распределение потенциально опасных следов металлов. – В кн. Некоторые вопросы токсичности ионов металлов. – М.: Мир, 1993. – С. 9 – 23.
322. Стародубцев Е.Г., Кулинич Н.М. Использование биолюминесцентного свечения сообщества планктонных организмов для разделения его по групповому принципу / Депонировано в ВИНТИ 8.08.85. – № 8596-В85. – 8 с.
-

323. Стародубцев Е.Г., Родионов Н.А. Влияние нефтяного загрязнения на морские организмы. – В кн.: Комплексные исследования проблемы антропогенного загрязнения океана. Владивосток, 1981, С. 74-93.
324. Степанов В.Н. Океаносфера. – М.: Мысль, 1983. – 270 с.
325. Степанов В.Н., Светличный Л.С. Исследования гидромеханических характеристик планктонных копепод. Киев: Наук, дамка, 1981. – 127 с.
326. Степанова С.И. Биоритмологические аспекты, проблемы адаптации. – М.: Наука, 1986. – 240 с.
327. Степанян Н.С., Серегина Т.Б., Крупкова Г.Ф., Жестяникова В.Д. Обратимость цитогенетических повреждений в растительных клетках при неравном фракционировании повреждающих воздействий. II. Воздействие редко ионизирующими излучениями // Цитология. – 1984. – Т. 26, № 3. – С. 307-315.
328. Стом Д.И., Гиль Т.А., Балаян А.Э. Бактериальная люминесценция и биотестирование. – Иркутск: изд-во Иркутского Госуниверситета, 1993. – 120 с.
329. Сунгуров А.Ю. Разделение и анализ клеток физическими методами // Итоги науки и техники. Серия Цитология. – ВИНТИ, 1985. – Т. 4. – С. 1-120.
330. Сунгуров А.Ю. Радиобиология клеточной поверхности // Итоги науки и техники. Сер. «Радиационная биология». – ВИНТИ, 1988. – Т. 7. – С. 3-174.
331. Тарасов Н.И. Свечение моря. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 204 с.
332. Тарусов Б.Н. Первичные процессы лучевого поражения. – М.: Гос. изд. литер. в области атомной науки и техники, 1962. – 96 с.
333. Татузев Р.Л., Тихомирова Н.К. Математическое моделирование колебательной реакции в непроточной системе. – В кн.: Математические модели в экологии. Горький: ГГУ, 1980. – С. 138-146.
334. Текуцкая Е.Е., Софьина Л.И., Бендер Л.В., Онищенко Н.П. Методы и практика контроля содержания тяжёлых металлов в биосредах // Гигиена и санитария. – 1999. – № 4. – С. 72-74.
335. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1969. – 408 с.
336. Токарев Ю.Н., Машукова О.В., Василенко В.И. Биолюминесценция черноморских гребневиков-вселенцев *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* при механической и химической стимуляции // Экология моря. – 2008. – Вып. 76. – С. 61-66.
337. Токарев Ю.Н. Влияние величины и мощности дозы гамма-облучения на динамику смертности *Noctiluca scintillans* Мас.- В сб.: Чтения памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского. – Севастополь: ЭКОСИ, 2000. – С. 242-249.
338. Токарев Ю.Н. Температурная адаптация. – В кн.: Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / Ред. Ю.Н. Токарев, З.З. Финенко, Н.В. Шадрин. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008 а. – С. 403-405.
339. Токарев Ю.Н. Особенности адаптации *Noctiluca scintillans* к воздействию гамма-облучения. – В кн.: Микроводоросли Чёрного моря: про-

- блемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / Ред. Токарев Ю.Н., Финенко З.З. и Шадрин Н.В. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008 б. – С.406-414.
340. Токарев Ю.Н., Битюков Э.П. Экология и характеристики свечения ноктилюки над шельфом Черного моря // Биология шельфа: Тез. докл. Всесоюз. конф. по биологии шельфа. – Владивосток, 1975. – С. 171-172.
341. Токарев Ю.Н. Действие гамма-облучения на биолюминесценцию *Noctiluca miliaris* // Радиобиология. – 1976. – Т. 16, вып. 1. – С. 131-134.
342. Токарев Ю.Н. Влияние различных доз гамма-излучения на биолюминесценцию черноморской ночесветки // Взаимодействие между водой и живым веществом. – М.: Наука, 1979. – Т. 2. – С. 38-41.
343. Токарев Ю.Н. Сравнительная характеристика применимости некоторых радиобиологических критериев для оценки воздействия ионизирующих излучений на черноморские планктонные организмы // Материалы конф. «Экология и рациональное использование природных ресурсов южного региона Украины» / АН УССР, Морской гидрофиз. ин-т. – Севастополь, 1984. – Ч. 2. – С. 331-334. – Деп. в ВИНТИ 08.10.84, № 6612.
344. Токарев Ю.Н., Радченко Л.А. Биолюминесценция и ее корреляция с биомассой планктона в экваториальной зоне Индийского океана // Экология моря. – 1985. – Вып. 19. – С. 62-66.
345. Токарев Ю.Н. К вопросу о механизме воздействия ионизирующих излучений на характеристики светового излучения морских планктонных биолюминесцентных // Материалы Всесоюзного симпозиума «Биохемилюминесценция в медицине и сельском хозяйстве». Ташкент: ФАН, 1987. – С. 104-106.
346. Токарев Ю.Н. Биолюминесценция как экспрессивный показатель жизнедеятельности *Noctiluca miliaris* Suriray // Автореф. дис. канд. биол. наук. – Севастополь, 1990. – 26 с.
347. Токарев Ю.Н. Биофизическая экология планктона – первые результаты и перспективы развития // Экология моря. – 2001. – Вып. 57. – С. 51 – 59.
348. Токарев Ю.Н., Серикова И.М., Нарусевич Т.Ф., Евстигнеев П.В. Роль некоторых фракций планктона в формировании поля биолюминесценции в морях Средиземноморского бассейна // Морской гидрофизический журнал. – 2002. – №3. – С. 51 – 60.
349. Токарев Ю.Н., Соколов Б.Г., Рыжов Н.Н. Изменение характеристик биолюминесценции черноморской ночесветки под воздействием гамма-облучения // Экология моря. – 1982. – Вып. 9. – С. 89 – 94.
350. Токарев Ю.Н., Шайда В.Г. Исследование поверхностной биолюминесценции тропической Атлантики. – В кн.: Результаты исследований северной части тропической зоны Атлантического океана по программе Декалант. – Севастополь: МГИ НАНУ, 1975. – С. 187-195.
351. Токарев Ю.Н., Битюков Э.П., Василенко В.И., Соколов Б.Г. Роль копепода в формировании поля биолюминесценции тропической зоны Атлантического океана // Другий з'їзд гідроекологічної громади України / Київ, 27-31 Жовтня, 1997. – Тез доп. Київ, 1997. – Т.1. – С. 153-155.

352. Токарев Ю.Н., Евстигнеев П.В. Влияние антропогенного загрязнения на биолюминесценцию одноклеточного планктона. – В кн.: Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / Ред. Токарев Ю.Н., Финенко З.З. и Шадрин Н.В. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. – С.414-429.
353. Токарев Ю.Н. Основы биофизической экологии гидробионтов. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006 г. – 342 с.
354. Токарев Ю.Н., Битюков Э.П., Василенко В.И., Евстигнеев П.В., Бородин Д.Н., Нарусевич Т.Ф., Соколов Б.Г., Машукова О.В., Серикова И.М., Побожко Т.Н., Слипецкий Д.Я. Видовое разнообразие планктонных биолюминесцентных в Черном море и характеристики формируемого ими поля биолюминесценции в неритической зоне Крыма. – В кн.: Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Ред. В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская. Севастополь, ЭКОСИ МГИ НАН Украины, 2003. – С. 121-151.
355. Токарев Ю.Н., Василенко В.И., Жук В.Ф. Новый гидробиофизический комплекс для экспрессной оценки состояния прибрежных экосистем // Современные методы и средства океанологических исследований/ Материалы XI Междун. Научно-технической конфер. Часть 3 / 25 – 27 ноября 2009, Москва. – М.: Изд-во РАН, 2009. – С. 23-27.
356. Токарев Ю.Н., Копытина Н.И., Машукова Л.В. Исследование свечения микроскопических грибов Черного моря // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. Спеціальний випуск: Гідроекологія. – 2015. – № 3-4 (64). – С. 644-647.
357. Торосян М.В., Шишкова О.В., Айзенберг О.А. и др. О возможностях использования бактериальных культур для биологической индикации относительно малых доз γ -радиации // Радиобиология, 1989. – Т. 29, вып. 6. – С. 765-768.
358. Туманцева Н.И. Количественная характеристика протозойного планктона в Черном море в весенний период 1984 года. – В кн.: Современное состояние экосистемы Черного моря. – М.: Наука, 1987. – С. 133 – 138.
359. Турдыев А.А., Богданова-Березовская И.Г., Дворникова Л.И. Критерии оценки радиорезистентности среднеазиатской черепахи // Радиобиология. – 1985. – 25, вып. 1. – С. 92-94.
360. Тьюки Д. Анализ результатов наблюдений. Разведочный анализ. – М.: Мир., 1981. – 693 с.
361. Тюлькова Н.А., Филимонов В.С. Фоторегуляция биолюминесценции у гетеротрофных организмов *Peridinium depressum* (Dinophyta) // Биофизика. 1981. – Т. 26. – С. 657-658.
362. Тюлькова Н.А., Филимонов В.С. Биолюминесценция динофлагеллят при изменении эколого-физиологических факторов среды. – Красноярск, 1982. – 28 с. – (Препринт / АН СССР, Ин-т биофизики; № 21 б).
363. Тюрин А. Н., Христофорова Н.К. Выбор тестов для оценки загрязнения морской среды // Биология моря. – 1995. – Т. 21, № 6. – С. 361 – 368.

364. Урбах В.Ю. Биометрические методы. – М.: Наука, 1964. – 415 с.
365. Усольцев В.И. Влияние освещенности на выживаемость экспериментальных животных при воздействии ионизирующих излучений // Медицинская радиология. – 1985. – № 11. – С. 41-43.
366. Утюшев Р.Н., Гительзон И.И., Левин Л.А., Артемкин А.С. Некоторые особенности биолюминесцентного поля продуктивных районов тропической зоны Тихого океана // Биолюминесценция в Тихом океане. – Красноярск, 1982. – С. 101-110.
367. Утюшев Р.Н., Левин Л.А., Черепанов О.А. Опыт оценки структуры биолюминесцентного поля по дневным измерениям. – Океанология. – 1984. – Т. 24, № 4. – С. 701-705.
368. Уэбб Д. Ингибиторы ферментов и метаболизма. – М.: Мир, 1966. – 350 с.
369. Федорик С.М. Стимулирующее действие гамма-облучения и солёности на рост *Artemia salina* Leach // Гидробиологический журн. – 1983. – Т. 19, № 5. – С. 98-100.
370. Федоров В.Н. Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Серия Биологическая. – 1974. – № 3. – С. 402-415.
371. Филимонов В.С., Тюлькова Н.А. Использование ультразвукового раздражения для изучения биолюминесценции одиночных клеток динофлагеллят // Тез. докл. 14 Тихоокеанского науч. конгресса. – Новосибирск, 1979. – Общесекц. симпозиум F II.1, подсекция F II.B. – С. 53-54.
372. Филимонов В.С., Тюлькова Н.А. Характеристика биолюминесцентных импульсов одиночных клеток динофлагеллят (Dinophyta) / Биология моря. – 1981. – Вып. 3. – С. 43-49.
373. Филова В.А. Вредные химические вещества. Неорганические соединения V-VIII групп / В. А. Филова и др. – Л.: Химия, 1989. – 592 с.
374. Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Романова З.А. Питание, потребление кислорода и рост гребневика *Mnemiopsis leidyi* в зависимости от концентрации пищи // Биология моря. – 1995. – Т. 20, № 5. – С. 315-320.
375. Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И. Новый вселенец в Чёрное море – гребневик *Beroe ovata* Brunguiere // Экология моря. – 2000. – Вып. 50. – С. 21-25.
376. Фиш А.М., Гительзон И.И., Родичева Э.К., Высоцкий Е.С. Светящиеся бактерии, люминесценция и метаболизм. – 14 тихоокеан. науч. конгресс, Хабаровск, ком. F, секц. FII, общесекц. симпоз. F II, I, подсекц. F II. Тез. докл. М., 1979. С. 55-56.
377. Флейс Дж. Статистические методы для изучения таблиц, долей и пропорций. – М.: Финансы и статистика, 1989. – 320 с.
378. Флинт М.В., Афанасьева К.И., Фетисов Л.И. Популяционно-генетические исследования массовых видов копепод Тихого океана. – В кн.: Экосистема восточных и пограничных течений и центральных районов Тихого океана. – М.: Наука, 1990. – С. 252-267.
379. Фоменко Б.С., Акоев И.Г. Радиационное повреждение плазматической мембраны и летальное действие радиации на клетки // Успехи современной биологии. – 1984. – Т. 97, вып. 1. – С. 146-158.

380. Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. – Л.: Наука, 1974. – 236 с.
381. Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. – Л.: Наука, 1981. – 135 с.
382. Хлебович В.В., Лабас Ю.А. «Фенотипическое окно» генома и прогрессивная экология. – В кн.: Солёностная адаптация водных организмов. – Л.: Наука, 1976. – С. 4-25.
383. Ходжкин А. Нервный импульс. – М.: Мир, 1968. – 211 с.
384. Ходоров Б.И. Проблемы возбудимости. – М.: Медицина, 1969. – 182 с.
385. Холин В.В. К вопросу о некоторых изменениях веса растущих животных после лучевого воздействия // Радиобиология. – 1968. – Т. 8, вып. 4. – С. 519-522.
386. Холодов Ю.А. Введение в проблему // Влияние магнитных полей на биологические объекты. – М.: Наука, 1971. – С. 3-7.
387. Хорошилов В.С. Сезонная динамика черноморской популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* // Океанология. – 1993. – Т. 33, вып. 4. – С. 558 – 562.
388. Хоружая Т.А., Шляхова Н.А., Слуцкая Н.В., Кондрух В.В., Трофимчук М.М. Методы наблюдений за состоянием планктонных сообществ.- В кн.: Методы биоиндикации и биотестирования природных вод. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – Вып. 2. – С. 11-16.
389. Цейтлин В.Б., Рудяков Ю.А. Оценка светового потока биолюминесценции в глубинных слоях океана // Доклады АН СССР. – 1989. – Т.38, № 4. – С. 978-981.
390. Циммер К.Г. Проблемы количественной радиобиологии. – М.: Гос. изд. лит-ры в области атомной науки и техники, 1962. – 100 с.
391. Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О.Г., Лукашева Т.А. Количественные закономерности питания черноморского гребневика *Mnemiopsis leidyi* // Океанология. – 1991. – Т. 31, вып. 2. – С. 272–276.
392. Цукеркандль Л., Полинг Л. Молекулярные болезни, эволюция и генная разнородность. – В кн.: Горизонты биохимии. – М.: Наука, 1964. – С. 148-173.
393. Цыцугина В.Г., Поликарпов Г.Г. Методология изучения эквивалентности действия радиоактивного и химического загрязнения на природные популяции гидробионтов // Гидробиол. журн. – 2004. – Т. 40, № 5. – С. 78 – 89.
394. Цыцугина В.Г. Модификация популяционной радиочувствительности черноморских ракообразных антропогенными факторами среды // 3-я Всесоюз. конферен. по морской биологии. Севастополь, октябрь 1988 / Тез. докл., Ч. 2. – Киев, 1988. – С. 191.
395. Чепурнова Э.А., Шумакова Г.В., Гутвейб Л.Б. Бактериопланктон. – В кн.: Ковалёв А.В., Финанко З.З. (ред.). Планктон Черного моря. – Киев: Наукова думка, 1993. – С. 110-142.
396. Черепанов О.А., Утюшев Р.Н., Левин Л.А., Нестерова В.Н., Павлов В.А. Оценки численности и биомассы фито- и зоопланктона по биолюминесценции в Баренцевом море // Океанология. 1989. – Т. 29, вып. 2. – С. 286- 292.

397. Черкашин С.А. Биотестирование: терминология, задачи, основные требования и применение в рыбохозяйственной токсикологии // Изв. ТИНРО. – 2001. – Т. 128. – С. 1020 – 1035.
398. Черкашин С.А., Никифоров М.В., Шелехов В.А. Использование показателей смертности предличинок морских рыб для оценки токсичности цинка и свинца // Биология моря. – 2004. – Т. 30, № 3. – С. 247 – 252.
399. Чернышев В.Б. Суточные ритмы // Проблемы космической биологии. Биологические ритмы. – М. : Наука, 1980. – Т. 41. – С. 186 – 229.
400. Чумакова Р.И. Физиология и биохимия морских светящихся бактерий // Биоллюминесценция моря. – М.: Наука, 1969. – С. 72-82.
401. Чумакова Р.И., Гительзон И.И. Светящиеся бактерии. – М.: Наука, 1975. – 108 с.
402. Шабанова Е.А. Влияние хронического гамма-облучения на хлореллу // Радиобиология. – 1972. – Т. 12, вып. 1. – С. 140-144.
403. Шафиркин А.В., Горлов В.Г. Модельное описание кинетики эффективного поражения организма при протяженных и хронических лучевых воздействиях // Радиобиология. – 1978. – Т. 18, вып. 2. – С. 253-258.
404. Шевченко В.А. Действие рентгеновских лучей на выживаемость и мутагенный процесс хлореллы // Радиобиология. – 1965. – Т. 5, вып. 2. – С. 253-259.
405. Шевырнов А.П. Характеристика биоллюминесцентных импульсов морского планктона при стимуляции ультразвуком // Сверхслабые свечения в биологии. – Тр. МОИП. – 1972 а. – Т.39. – С. 18-24.
406. Шевырнов А.П. Характеристики биоллюминесцентных импульсов *Metridia pacifica* при стимуляции ультразвуком // Сверхслабые свечения в биологии. – Тр. МОИП. – 1972 б. – Т. 39. – С. 124-127.
407. Шимкус К.М., Комаров А.В., Тихомиров А.А. Загрязнение прикавказской прибрежной зоны Чёрного моря тяжёлыми токсичными металлами и пестицидами // Сб. науч. тр. – Геленджик : ГП НИПИ океангеофизика, 1994. – С. 127–160.
408. Шлыгин И.А., Гейдаров Ф.А., Гончарова А.А., Мокеева Н.П. Некоторые результаты исследования района захоронения радиоактивных отходов в северо-восточной части Атлантического океана // Труды ГОИН. – 1985. – Вып. 147. – С. 112-127.
409. Шмидт-Нильсен К. Физиология животных. – М.: Мир, 1982. – Т. 1. – 414 с.
410. Шубин В.Н., Брусенцова С.А., Шарапин Ю.М., Чудин А.А. Радиационное обеззараживание сточных и природных вод. – М.: Энергоатомиздат, 1985. – 64 с.
411. Шувалов В.С. Географическая изменчивость некоторых видов сем. Oithonidae (Copepoda, Cyclopoida) // Географическая и сезонная изменчивость морского планктона. – Л.: Наука, 1972. – С. 146-160.
412. Шувалов В.С. Веслоногие рачки-циклопоиды семейства Oithonidae Мирового океана. – Л.: Наука, 1980. – 198 с.
413. Шулейкин В.В. Физика моря. – М.: Наука, 1969. – 1083 с.

414. Шулькин В.М., Мощенко А.В. Уровень загрязнения и факторы, определяющие содержание поллютантов в донных отложениях российской части приустьевой зоны реки Туманной // Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной. – Владивосток : Дальнаука, 2000. – Т. 1. – С. 86–98.
415. Шульман Г.Е. Экологическая физиология и биохимия черноморских гидробионтов в начале 21 века // Экология моря. – 2001. – Вып. 57. – С. 68 – 74.
416. Шульман Г.Е., Токарев Ю.Н. Функциональное разнообразие как важный фактор существования биотических компонентов экосистем // Морской экологический журнал. – 2006. – 5, №.1. – С. 35–56.
417. Эйдус Л.Х. Физико-химические основы радиобиологических процессов и защиты от излучений. – М.: Атомиздат, 1972. – 240 с.
418. Эйдус Л.Х., Ермекова В.М., Левитман М.Х. Влияние радиации на синтез ДНК и проницаемость клеточных мембран // Радиобиология. – 1978. – Т. 18, вып. 2. – С. 163-168.
419. Эйдус Л.Х., Корыстов Ю.Н. Кислород в радиобиологии. – М.: Энергоатомиздат, 1984. – 176 с.
420. Эмануэль Н.М. Биофизические аспекты действия физических и химических факторов на живые организмы. Защитные свойства антиоксидантов // Биофизика. – 1984. – Т. 29, вып. 4. – С. 706-719.
421. Яблоков А.В. Популяционная биология // М.: Высшая школа, 1987. – 303 с.
422. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высшая школа, 2006. – 318 с.
423. Ядерная энергетика, человек и окружающая среда / Бабаев Н.С., Демин В.Ф., Ильин Л.А. и др.; Под редакцией акад. А.П. Александрова. – М.: Энергоатомиздат, 1984. – 312 с.
424. Abe K., Vannier J., Tahara J. Bioluminescence of *Vargula hilgengorffii* (Ostracoda, Myodocopida) – its ecological significance and effects of a heart. – In: Ostracoda and Biostratigraphy / Riha, J. (ed), – Rotterdam: A.A. Balkema, 1995. P. 11-18.
425. Abrahams M.V., Townsend L.D. Bioluminescence in dinoflagellates: a test of the burglar alarm hypothesis // Ecology. – 1993. – Vol. 74. – С. 258-260.
426. Ancil M., Gruchy C.G. Stimulation and photography of bioluminescence in lantern fishes (Myctophidae) // J.Fish.Res.Board.Can. – 1970. – Vol. 27, № 4. – P. 826-829.
427. Anderson M.D., Nosenchuck D.M., Reynolds G.T., Walton A.J. Mechanical stimulation of bioluminescence in the dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* (Stein) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1988. – Vol. 122. – P. 227-288.
428. Angel N.V. Bioluminescence in planktonic halocyprid ostracods // J.mar.biol. Ass.U.K. – 1968. – Vol. 48, № 1. – P. 255-257.
429. Angel M.V. Planktonic Oceanic Ostracods – historical, present and future // Proc. R. S. E. – 1972. – Vol. 73, № 22. – P. 213-228.
430. Anninsky B.E., Finenko G.A., Abolmasova G.I. et al. Effect of starvation on the biochemical compositions and respiration rates of ctenophores *Mnemiopsis*

- leidy* and *Beroe ovata* in the Black Sea // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. – 2005. – Vol. 85, № 3. – P. 549–561.
431. *Aschoff J.* Circadian timing // Annals of the New York Academy of Science. – 1984. – 423 p.
432. *Baker A., Robbins I., Moline M.A., Iglesias-Rodriguez M.D.* Oligonucleotide primers for the detection of bioluminescent dinoflagellates reveal novel luciferase sequences and information on the molecular evolution of this gene // J. Phycol. – 2008. – Vol. 44.
433. *Balch W.M., Haxo F.T.* Spectral properties of *Noctiluca miliaris* Suriray, a heterotrophic dinoflagellate // J. Plankton Res. – 1984. – Vol. 6, № 3. – P. 515–525.
434. *Baldwin T.O., Christopher J.A., Raushel F.M., Sinclair J.F., Ziegler M.M., Fisher A.J., Rayment I.* Structure of bacterial luciferase // Curr. Opin. Struct. Biol. – 1995. – Vol. 5. – P. 798–809.
435. *Balech E.* Redescription of *Alexandrium minutum* Halim (Dinophyceae) type species of genus *Alexandrium* // Phycologia. – 1989. – Vol. 28, № 2. – P. 206–211.
436. *Bannister N.J., Herring P.J.* Distribution and structure of luminous cells in four marine copepods // J. mar. biol. Ass. U. K. – 1989. – Vol. 69, № 3. – P. 523–533.
437. *Banse K.* Zooplankton: pivotal role in the control of ocean production // ICES J. mar. Sci. – 1995. – Vol. 52. – P. 265–277.
438. *Baquet F., Ziets-Nicolas A.M.* Fluorescence and luminescence of isolated photophores of *Porichthys* // J. Exp. Biol. – 1979. – № 78. – P. 47–57.
439. *Barnes A.T., Case J.T.* Bioluminescence in mesopelagic copepod *Gaussia pinniceps* // J. Exp. biol. and ecol. – 1972. – Vol. 8, № 1. – P. 53–71.
440. *Barber H.S.* North American fireflies of the genus *Photuris* // Smithsonian Misc. Coll. – 1951. – Vol. 117. – P. 1–58.
441. *Baskus R.H., Yentsch C.S., Wing A.S.* Bioluminescence in the surface waters of the sea // Nature. – 1961. – Vol. 192. – P. 518–521.
442. *Batchelder H.P., Swift E.* Bioluminescent potential and variability in some Sargasso sea planktonic halocyprid ostracods // Journal of Crustacean Biology. – 1988. – Vol. 8, № 4. P. – 520–523.
443. *Batchelder H.P., Swift E.* Estimated near-surface mesoplanktonic bioluminescence in the western North Atlantic during July 1986. – Limnol. And Oceanogr. – 1989. – Vol. 34, № 1. – P. 113–128.
444. *Batchelder H.P., Swift E., Van Keuren J.R.* Pattern of planktonic bioluminescence in the northern Sargasso Sea: seasonal and vertical distribution // Mar. Biol. – 1990. – Vol. 104, № 1. – P. 153–164.
445. *Batchelder H.P., Swift E., Keuren J.R.* Diel patterns of planktonic bioluminescence in the northern Sargasso Sea // Marine Biology. – 1992. – Vol. 113. – P. 329–339.
446. *Beers J.R., Stewart G.L.* Microzooplankton in the euphotic zone at five locations across the California Current // J. Fish Res. Bd. Can. – 1967. – Vol. 24, № 10.

- 447. Beers J.R., Stewart G.L. Microzooplankters in the plankton communities of the upper waters of the eastern tropical Pacific // Deep-Sea Res. – 1971. – Vol.18. – P. 861-883.
- 448. Biggley W.H., Swift E., Buchanan R.J., Seliger H.H. Stimulable and spontaneous bioluminescence in the marine dinoflagellates, *Pyrodinium bahamense*, *Gonyaulax polyedra*, and *Pyrocystis lanula* // J. Gen. Physiol. – 1969. – Vol. 45. – P. 96-122.
- 449. Biggley W.H., Napora T.A., Swift E. The color of bioluminescent secretions from decapod prawns in the genera *Oplophorus* and *Systellaspis*. – In : K.H. NEALSON (ed.), Bioluminescence Current Perspectives. – Minneapolis: Burgess Publishing Compagny. – 1981. – P. 6671.
- 450. Bioluminescence in action / Ed. P.J. Herring. – N.Y.: Acad. Press, 1978. – 256 p.
- 451. Bioluminescence – recent advances in oceanic measurements and laboratory applications // David Lapota (ed.) – InTech, 2012. – 190 p.
- 452. Bivens J.R., Geiger M.L., Bird J.L., Lapota D. Advances in bioluminescence instrumentation // IEEE. – 2001. – 3. – P. 1895–1898.
- 453. Bode V.C., Desa R. & Hastings J.W. Daily rhythm of luciferin activity in *Gonyaulax polyedra* // Science. – 1963. – Vol. 141. – P. 913–915.
- 454. Boden B.P., Kampa E.M. Records of bioluminescence in the ocean // Pacif. Sci. – 1957. – Vol. 2. – P. 229-235.
- 455. Boden B.P., Kampa E.M. Spectral composition of the luminescence of the euphausiid *Thysanessa raschii* // Nature. – 1959. – Vol. 181. – P. 1321.
- 456. Boero F., Belmonte G., Fanelli G., Piraino S., Rubino F. The continuity of living matter and the discontinuities of its constituents: do plankton and benthos really exist? // TREE. – 1996. – Vol. 11, № 4. – P. 177-180.
- 457. Bonham K., Seymour A.H., Donaldson L.R. Lethal effect of X-rays on marine microplankton organisms // Science. – 1947. – Vol. 106, № 2750. – P. 245-246.
- 458. Bonham K., Palumbo R.F. Effects of X-rays on snails, crustacea, and algae // Growth. – 1951. – Vol. 15, №.1. – P. 155-188.
- 459. Bonhomme C. La bioluminescence de quelques annelides Méditerranéennes (Etude histologique et histophysiologique) // Naturalia Monspeliensa (Zool.). – 1958. – Vol. 2. – P. 7-137.
- 460. Bowlby M.R., Widder E.A., Case J.F. Disparate forms of bioluminescence from the amphipods *Cyphocaris faurei*, *Scina crassicornis* and *S. borealis* // Marine biolog. – 1991. – Vol. 108. – P. 247-253.
- 461. Bowman T.E. Bioluminescence in two species of pelagic amphipods // J.Fish. Res.Board.Can. – 1967. – Vol. 24, № 3. – P. 687-688.
- 462. Brehm P.H., Morin J.G., Reynolds G.T. Bioluminescent characteristics of the Ophiuroid, *Ophopsila californica* // Biol.Bull. – 1973. – Vol. 145. – P. 426.
- 463. Bruckner B.H., Burtnicks A.T. Effect of Phosphorus-32 on the bioluminescence *Photobacterium phosphoreum* // Rad.Res. – 1964. – Vol. 22, № 1. – P. 137.
- 464. Buck J., Case J.F. Control of flashing in fireflies. 1. The lantern as a neuroeffector organ // Biol.Bull. – 1961. – Vol. 121, № 2. – P. 234-256.

465. *Buck J.B.* Functions and evolutions of bioluminescence // *Bioluminescence in action* / ed. P.J.Herring. – N.-Y.: Acad.Press, 1978. – P. 410-460.
466. *Bulich A.A.* A practical and reliable method for monitoring the toxicity of aquatic samples // *Proc. Biochem.* – 1982. – Vol. 17, № 2. – P. 45-47.
467. *Bulich A.A., Isenberg D.L.* Use of the luminescent bacterial system for the rapid assessment of agnatic toxicity // *Advances in Instrumentation.* – 1980. – № 35. – P. 35-40.
468. *Burkholder J.M., Gilbert P.M., Skelton H.M.* Mixotrophy, a major mode of nutrition for harmful algal species in eutrophic waters // *Harmful Alga.* – 2008. – Vol. 8. – P. 77-93.
469. *Burkenroad M.D.* A possible function of bioiuminescence // *J. mar. Res.* – 1943. – Vol. 5, № 2. – P. 161-164.
470. *Burns C.H., Wpipple G.H.* Radiation-sensitive intermediates in the bacterial luciferase reaction // *Rad.Res.* – 1964. – Vol. 22, № 1. – P. 175.
471. *Burns C.H., Jacobson A.P., Whipple G.H.* The reversible depression on of bacterial luminescence during exposure to X-radiation // *Rad.Res.* – 1965. – Vol. 24, № 3. – P. 494-502.
472. *Buskey E.J.* Epipelagic planktonic bioluminescence in the marginal ice zone of the Greenland Sea // *Mar. Biol.* – 1992. – Vol. 113, № 4. – P. 689-698.
473. *Buskey E.J.* Growth and bioluminescence of *Noctiluca scintillans* on varying algal diets // *J. Plankt. Res.* – 1995. – Vol. 17, №1. – P. 29 – 40.
474. *Buskey E.J., Mann C.G., Swift E.* Photophobic responses of calanoid copepods: possible adaptive value // *J. Plankton Res.* – 1987. – Vol. 9. – P. 857 – 870.
475. *Buskey E., Mills L., Swift E.* The effects of dinoflagellate bioluminescence on the swimming behaviour of a marine copepod // *Limnol. Oceanogr.* – 1983. – Vol. 28, № 3. – P. 575-579.
476. *Buskey E.J., Storm S., Coulter C.* Bioluminescence of heterotrophic dinoflagellates from Texas coastal waters / *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1992. – Vol. 159. – P. 37 – 49.
477. *Buskey E.J., Swift E.* Behavioral responses of the coastal copepod *Acartia hudsonica* (Pibhey) to stimulated dinoflagellate bioluminescence // *J.Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1983. – Vol. 71, № 1. – P. 43 – 58
478. *Buskey E.J., Swift E.* Behavioral responses of oceanic zooplankton to stimulated bioluminescence // *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods-Hole.* – 1985. – Vol. 168, № 2. – P. 263 – 275.
479. *Buskey E.J., Swift E.* An encounter model to predict natural planktonic bioluminescence // *Limnol. Oceanogr.* – 1990. – Vol. 3. – P. 1469-1485.
480. *Cairns J.Ir., Alexander M., Cummins K.V.* et al. Testing effects of chemicals on ecosystems. – Washington: National Academy Press, 1981. – 274 p.
481. *Calbet A.* The trophic roles of microzooplankton in marine systems // *J. Mar. Science.* – 2008. – Vol. 65. – P. 325-331.
482. *Campbell A.K.* Living light: from the ocean to the hospital bed.- In: Herring P.J., Campbell A.K., Whitfield M., Maddok L. (Eds.). *Light and life in the sea.* – Cambridge: University Press, 1990. – P. 279-293.

483. Campbell A.K., Herring P.J. Imidazolopyrazine bioluminescence in copepods and other marine organisms // Marine Biology. – 1990. – Vol. 104. – P. 219-225.
484. Capriulo G.M. Feeding-related ecology of marine protozoa. In: Capriulo G.M. (ed.) Ecology of marine protozoa. – New York, Oxford: University Press, 1990. – P. 186-259.
485. Caron D.A., Hutchins D.A. The effects of changing climate on microzooplankton grazing and community structure: drivers, predictions and knowledge gaps // J. Plankton Res. – 2012. – Vol. 10. – P. 1-18.
486. Case J., Widder E., Cook D. Bioluminescence bathyphotometer for naval oceanographic use. – Santa Barbara: California Univ., 1987. – 61 p.
487. Chang J.J. Electrophysiological studies of a non-luminescent form of the dinoflagellate *Noctiluca miliaris* // J. Cell. Comp. Physiol. – 1960. – Vol. 56, № 1. – P. 33-42.
488. Christianson R., Sweeney B.M. Sensitivity to stimulation a component of circadian rhythm in luminescence in *Gonyaulax polyedra* // Plant Physiol. – 1972. – Vol. 49. – P. 994–997.
489. Clarke G.L., Backus R.H. Measurements of light penetration in relation to vertical migration and records of luminescence of deep sea animals // Deep-Sea Res. – 1956. – Vol. 4. – P. 1-14.
490. Clarke G.L., Conover R.J., David C.N., Nicol J.A. Comparative studies of luminescence in copepods and other marine animals / J. Mar. Biol. Assoc. U. K. – 1962. – V. 42. – P. 541-564.
491. Clarke A., Holmes L.J., Gore D.J. Proximate and elemental composition of gelatinous zooplankton from the Southern Ocean // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1992. – Vol. 155. – P. 55–68.
492. Clarke G.L., Wertheim G.K. Measurements of illumination at great depth and at night in the Atlantic Ocean by means of a new bathyphotometer // Deep-Sea Res. – 1956. – Vol. 4. – P. 189-205.
493. Cormier M.J. Comparative biochemistry of animal system. – In : P.J. Herring (ed.), Bioluminescence in Action. Academic Press, London, New York, San Francisco, 1978. – P. 75-108.
494. Craig J.M., Klerks P.L., Heimann K., Waits J.L. Effects of salinity, pH and temperature on the re-establishment of bioluminescence and copper or SDS toxicity in the marine dinoflagellate *Pyrocystis lunula* using bioluminescence as an endpoint // Environm. Pollut. – 2003. – Vol. 125, № 2. – P. 267-275.
495. Craig J., Jamieson A.J., Hutson R., Zuur A.F., Priede I.G. Factors influencing the abundance of deep pelagic bioluminescent zooplankton in the Mediterranean Sea // Deep Sea Res. I. – 2010. – Vol. 57. – P. 1474-1484.
496. Cussatlegras A.S., Le Gal P. Bioluminescence of the dinoflagellate *Pyrocystis noctiluca* induced by laminar and turbulent Couette flow. // J. Experimen. Mar. Biology and Ecology. – 2004. – Vol. 310. – P. 227–246.
497. Dales R.P. Bioluminescence in pelagic polychaetes // J. Fish. Res.; Board of Canada. – 1971. – Vol. 28 (10). – P. 1487-1489.

498. David C.N., Conover R.J. Preliminary investigation on the physiology and ecology of luminescence in the copepod *Metridia lucens* // Biol. Bull. mar. biol. lab. Woods Hole. – 1961. – Vol. 121. – P. 92-107.
499. Dawidoff C. Contribution a la connaissance des ctenophores pelagiques des eaux de l'Indochine // Bulletin Biologique de la France et de la Belgique. – 1946. – Vol. 80 (2). – P. 113-170.
500. Deevey G.B. The annual cycle in quantity and composition of the zooplankton of the Sargasso Sea off Bermuda. 1. The upper 500 m // Limnol. Oceanogr. – 1971. – Vol. 16, № 2. – P. 219-240.
501. Deheyn D., Mallefet J., Jangoux M. Evidence of seasonal variation in bioluminescence of *Amphipholis squamata* (Ophiuroidea, Echinodermata): effects of environmental factors // J. Exp. Mar. biol. ecol. – 2000. – Vol. 245, № 2. – P. 245-264.
502. De Sa R., Hastings J.W. The characterization of scintillons-bioluminescent particles from the marine dinoflagellate *Gonyaulax poluedra* // J. Gen. Physiol. – 1968. – Vol. 51, № 1. – P. 105-112.
503. Dewey D.L., Boag J.W. Modification of the oxygen effect when bacterial are given large pulses of radiation // Nature. – 1959. – Vol. 123, № 4673. – P. 48-49.
504. Dewey D.L. An oxygen-dependent X-rays dose-rate effect in *Serratia marcescens* // Rad. Res. – 1969. – Vol. 38, № 3. – P. 467-474.
505. Dickey T.D. Technology and related developments for interdisciplinary global studies // Sea Tech. – 1993. – № 8. – P. 47-53.
506. Dikarev V.P., Svetashev V.I., Vaskovsky V.E. *Noctiluca miliaris* – one more Protozoan with unusual lipid composition // Comp. Biochem. Physiol. – 1982. – Vol. 72B. – P. 137-140.
507. Doyle J.D., Kay R.H. Some studies on bioluminescence of Euphausiids, *Meganyctiphanes norvegica* and *Thysanoessa raschii* // Mar. Biol. Ass. U. K. – 1967. – Vol. 47, № 3662. – P. 555-563.
508. Eckert R. Bioelectric control of bioluminescence in the dinoflagellate *Noctiluca*. 1. Specific nature of triggering events // Science. – 1965 a. – Vol. 147, № 3662. – P. 1140-1142.
509. Eckert R. Bioelectric control of bioluminescence in the dinoflagellate *Noctiluca*. 2. Asynchronous flash initiation by a propagated triggering potential // Science. – 1965 b. – Vol. 147, № 3662. – P. 1142-1144.
510. Eckert R. Subcellular sources of luminescence in *Noctiluca* // Science. – 1966. – Vol. 151, № 3708. – P. 349-352.
511. Eckert R. The wave form of luminescence emitted by *Noctiluca* // J. Gen. Physiol. – 1967. – 50, № 9. – P. 2211-2237.
512. Eckert R., Findlay N. Two physiological varieties of *Noctiluca miliaris* // Biol. Bull. – 1962, 123. – P. 494 – 495.
513. Eckert R., Reynolds G.T., Chaffee R. Microsources of luminescence in *Noctiluca* // Biol. Bull. – 1965. – Vol. 129, № 2. – P. 394-395.
514. Eckert R., Reynolds G.T. The subcellular origin of bioluminescence in *Noctiluca miliaris* // J. Gen. Physiol. – 1967. – Vol. 50, № 5. – P. 1429-1458.

515. Eckert R., Sibaoka T. The flash-triggering action potential of the luminescent dinoflagellate *Noctiluca* // J. Gen. Physiol. – 1968. – Vol. 52, № 2. – P. 258-282.
516. Ehrenberg C.G. Das Leuchten des Meeres. – Abh. Preuss. Akad. Wiss., 1834. – P. 411-472.
517. Engel D.W., Davis E.M. The effects of gamma-radiation on the survival and growth of brine shrimp *Artemia salina* // Radioecology and energy resours. – Stroudsburg (pa), 1976. – P. 376-380.
518. Esaias W.E. Studies on the occurrence, physiology, and ecology of bioluminescent dinoflagellates // Ph.D. thesis. – Oregon State Univ., 1972. – 76 p.
519. Esaias W.E., Curl H.C. Effect of dinoflagellate bioluminescence on copepod ingestion rate // Limnol. and Oceanogr. – 1972. – Vol. 17 (6). – P. 901-906.
520. Esaias W.E., Curl H.C., Seliger H.H. Action spectrum for a low intensity, rapid photoinhibition of mechanically stimuable bioluminescence in the marine dinoflagellates *Gonyaulax catenella*, *G. acatenella*, *G. tamarensis* // J. Cell. Physiol. – 1973. – Vol. 82. – P. 363-72.
521. Evstigneev P.V., Williams R., Piontkovski S.A., Bileva O.K. Spatio-temporal succession and distribution of bioluminescent organisms of the Central Atlantic Ocean. – Bioluminescence and Chemiluminescence, 1994: Proceedings of the 8th Int. Symp. on Biolum. Chemilum., Cambridge, Sept. – 1994. – P. 123-126.
522. Felder D.L. A report on the ostracoda *Vargula harveyi* in the southern Bahamas and its implication in luminescence of a ghostcrab *Ocypode quadrata* // Crustaceana. – 1982. – Vol. 42. – P. 222-224.
523. Fleisher K.J., Case J.F. Cephalopod predation facilitated by dinoflagellate luminescence // Biol. Bull. – 1995. – Vol. 189. – P. 263 – 71.
524. Fonda U.S., Beran A., Parlato S., Virgilio D., Zollet T., De Olazabal A., Lazarini, B., Cabrini, M. *Noctiluca scintillans* Macartney in the Northern Adriatic Sea: long-term dynamics, relationships with temperature and eutrophication, and role in the food web // J. Plankton Res. 2004. – Vol. 26. – P. 545-561.
525. Frank T.M., Case J.F. Visual spectral sensitivities of bioluminescent deep-sea crustaceans // Biol. Bull. – 1988. – Vol. 175. – P. 261-273.
526. Fraser J.H. *Thaliacea, I. Family Salpidae*. Zooplankton sheet, CIEM, – 1947. – Vol. 9. – P. 1-4.
527. Freeman, -G.; Reynolds, -G.T. The development of bioluminescence in the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // Developmental Biology. – 1973. – Vol. 31, № 1. – P. 61-100.
528. Fritz L., Hastings J.W., Morse D. Here tonight, gene tomorrow: the bioluminescent organelles of the dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* are formed and degraded on a daily bases // J. Phycol. – 1989. – Vol. 25, № 2. – P. 5.
529. Froberg C.E. Introduction to Numerical Analysis (second edition). – Massachusetts : AddisonWesley, 1981. – 268 p.
530. Froneman P.W., Perissinotto S. Structure and grazing of the microzooplankton communities of the subtropical convergence and a warm-core eddy in the Atlantic sector of Southern Ocean // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1996. – Vol. 135. – P. 237-245.

-
531. Galt C.P. Bioluminescence: dual mechanism in a Planktonic Tunicate produces brilliant surface display // Science. – 1978. – Vol. 200, № 4337. – P. 70-72.
532. Galt C.P., Grober M.S. Total stimuable luminescence of *Oikopleura houses* (Urochordata, Larvacea) // Internat.Symp. on marine plankton, sept. 1985/ Bull.Mar.Sci. – 1985. – Vol. 37, № 2. – P. 765.
533. Ganapati R.N., Prasada Rao, Lakshana M.N. Bioluminescence in Visakhapatnam Harbour // Curr. Sci. India. – 1959. – № 28. – P. 246-247.
534. Geiger M.L. A prototype bioluminescence photometer // Tech.Rep. US.Nav. Oceanogr. – 1982. – 37 p.
535. Giesbrecht W. Mittheilungen uber Copepoden. 8. Uber das Leuchten der pelagischen Copepoden und das Tierische. Leuchten im Allgemeinen // Mitt.Zool. Sta.Neapel. – 1895. – 11. – P. 631-694.
536. Gitelson I.I., Levin L.A. Bioluminescence in oceanology // J. Bioluminescence and Chemiluminescence. – 1989. – Vol. 4, № 1. – P. 555-562.
537. Godward M.B.E. Resistance of Algae to radiation // Nature. – 1960. – Vol. 185, № 4714. – P. 706-707.
538. Gomez F.A list of free-living dinoflagellate species in the world's oceans // Acta Botanica Croatica. – 2005. – Vol. 64. – P. 129-212.
539. Greenblat P.R., Feng D.F., Zirino A., Losee J.R. Observation of planktonic bioluminescence in the euphotic zone of the California Current // Mar. Biol. – 1984. – Vol. 84. – P.75 – 82.
540. Grosnier A., Forest J. Les crevettes profondes de l'Atlantique oriental tropical // Faune Tropicale. – 1973. – Vol. 19. – P. 1-409.
541. Gruner H.E. Leuchtende Tiere. – Wittenberg Lutherstadt: Die Neue Brehm-Buch, 1954. – 141 p.
542. Haddock S.H.D., Moline M.A., Case J.F. Bioluminescence in the Sea // Annu. Rev. Marine. Sci. – 2010. – Vol. 2. – P. 443-493.
543. Haddock S.R.D., Case J.F. Not all ctenophores are bioluminescent: pleurobrachia // Biol.Bull. Mar.Biol.Lab.Woods Hole. – 1995. – Vol. 187, № 2. – P. 356- 362.
544. Haddock S.R.D., Case J.F. Bioluminescent spectra of shallow and deep-sea gelatinous zooplankton: ctenophores, medusae and siphonophores // Marine Biology. – 1999. – Vol. 133. – P. 571-582.
545. Hamman J.P., Seliger H.H. The mechanical triggering of bioluminescence in marine dinoflagellates: chemical basis // J.Cell.Physiol. – 1973. – Vol. 80. – P. 397-408.
546. Hamman J.P., Seliger H.H. The chemical mimicking of the mechanically stimulation, photoinhibition, and recovery from photoinhibition of bioluminescence in marine dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* // J. Cell. Physiol. – 1982. – Vol. 111. – P. 315-319.
547. Hardy F.R.S., Kay R.H. Experimental studies of plankton luminescence // J. Mar. Biol. Ass. U. K. – 1964. – Vol. 44, № 2. – P. 435-484.
548. Haertel L., Osterberg C. Ecology of zooplankton, benthos and fishes in the Columbia River estuary // Ecology. – 1967. – Vol. 48. – P. 459-472.

- 549. *Harvey E.N.* Bioluminescence and fluorescence in living world // *Am.J.Physiol.* – 1926 a. – Vol. 77. – P. 555-561.
- 550. *Harvey E.N.* On the inhibition of animal luminescence by light // *Biol. Bull.* – 1926 b. – Vol. 51. – P. 85-88.
- 551. *Harvey E.N.* Stimulation by adrenalin of luminescence deep-sea fish // *Zoologica.* – 1931. – P. 67-69.
- 552. *Harvey E.N.* Bioluminescence. – N.-Y.: Acad. Press, 1952. – 649 p.
- 553. *Hastings J.W.* Biological diversity, chemical mechanisms and the Evolutionary Origins of bioluminescent system // *J. Mol. Evol.* – 1983 a. – Vol. 19. – P. 309 – 321.
- 554. *Hastings J.W.* Chemistry and control of luminescence in marine organisms // *Bull Mar Sci.* – 1983 b. – Vol. 33, № 4. – P. 818 – 828.
- 555. *Hastings J.W.* Bioluminescence: similar chemistries, but many different evolutionary origins // *Photochem. Photobiol.* – 1995. – Vol. 62. – P. 599 – 600.
- 556. *Hastings J.W., Bode V.C.* Biochemistry of rhythmic systems// *Ann. N.Y. Acad. Sci.* – 1962. – № 98. – P.876-889.
- 557. *Hastings J.W., Nealson K.H.* Bacterial bioluminescence. Light emission in the mixed function oxidation of reduced flavin and fatty aldehyde // *CRC.Crit. Rev. Bioch.* – 1978. – Vol. 5. – P.163-184
- 558. *Hastings J.W., Sweeney B.M.* On the mechanism of temperature independence in a biological clock // *Proc. Natl. Academ. Sci. U. S. A.* – 1957 a. Vol. 43. – P. 804–811.
- 559. *Hastings J.W., Sweeney B.M.* A persistent diurnal rhythm of luminescence in *Gonyaulax polyedra* // *J. Cell Comp. Physiol.* – 1958 – Vol. 115, № 3. – P. 440-458.
- 560. *Hastings J.W., Sweeney B.M.* The luminescent reaction extracts of the marine dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra* // *J. Cell. and Comp. Physiol.* – 1957 b. – N 49. – C. 209-225.
- 561. *Haury L.R., McGowan J.A., Wiebe P.* Patterns and processes in the time-space scales of plankton distribution.- In: *Spatial patterns in plankton communities.* – New York: Plenum Press, 1978. – P. 277-327.
- 562. *Haxo F.T., Sweeney B.M.* Bioluminescence in *Gonyaulax polyedra* // *The luminescence in biological systems, A. A. A. C. Washington.* – 1955. – P. 415–420.
- 563. *Herren C.M., Alldredge, A.L., Case, J.F.* Coastal bioluminescent marine snow: fine structure of bioluminescence distribution // *Continental Shelf Research.* – 2004. – Vol. 24. – P. 413-429.
- 564. *Herren C.M., Haddock S.H.D., Johnson C., Orrico C.M., Moline M.A., Case J.F.* A multi-platform bathyphotometer for fine-scale, coastal bioluminescence research // *Limnology and Oceanography: Methods.* – 2005. – Vol. 3. – P. 247–262.
- 565. *Herring P.J.* Bioluminescence in decapod Crustacea // *J. mar. biol. Ass. U.K.* – 1976 a. – Vol. 56. – P. 1029 – 1047.

-
566. *Herring P.J.* Bioluminescence of deep-sea echinoderms // Book of abstracts of papers presented of Joint Oceanographic Assembly.- Publ. FAO. – 1976 b. – P. 137-142.
567. *Herring P.J.* Bioluminescence of invertebrates other than insects // Bioluminescence in Action – London : Acad. Press, 1978. – P. 199–240.
568. *Herring P.J.* Some features of the bioluminescence of the *Radiolariant talassicola* // Mar.Biol. – 1979. – Vol. 53. – P. 213-216.
569. *Herring P.J.* New observation on the bioluminescence of echinoderms // J.Zool.Lond. – 1980. – Vol. 172. – P. 401-418
570. *Herring P.J.* Studies on bioluminescent marine amphipods // J.Mar.Biol.Ass. UK. – 1981. – Vol. 61. – P. 161-167.
571. *Herring P.J.* The spectral characteristics of luminous marine organisms // Proc. Roy. Soc. Lond. – 1983. – Vol. 220. – P. 183 – 217.
572. *Herring P.J.* Bioluminescence in the Crustacea // Journal of Crustacean Biology. – 1985. – Vol. 5 (4). – P. 557-573.
573. *Herring P.J.* Systematic distribution of bioluminescence in living organisms // Journal of Bioluminescence and Chemiluminescence. – 1987. – Vol. 1. – P. 147-163.
574. *Herring P.J.* Copepod luminescence // Hydrobiologia: Biology of Copepoda. – 1989. – Vol. 167/168. – P. 183-195.
575. *Herring P.J.* Bioluminescent communication in the sea. – In: Light and life in the sea (Eds.: Herring P.J., Campbell A.K., Whitefield M., Maddok L.) – Cambridge: University Press, 1990. – P. 127-148.
576. *Herring P.J., Latz M.I., Bannister N.J., Widder E.A.* Bioluminescence of the poecilostomatoid copepod *Oncaea conifera* // Mar. Eco. Prog. Ser. – 1993. – Vol. 94. – P. 287-309.
577. *Herring P.J., Locket N.A.* The luminescence and photophores of euphausiid crustaceans. // Journal of Zoology, London. – 1978. – Vol. 186. – P. 431-462.
578. *Herring P.J., Widder E.A.* Bioluminescence in the plankton and nekton. – In: Steele J.H., Thorpe S.A., Turekian K.K. (Eds.). – Encyclopedia of Ocean Science. – Vol. 1. – San Diego: Academic Press, 2001. – P. 308–317.
579. *Hickman G.D., Edmonds J.A., Lynch R.V.* Laser-induced marine bioluminescence measurements and the potential for airborne remote sensing / Remote Sens. Environ. – 1984. – Vol. 15, №1. P. 77 – 89.
580. *Hirasaka K.* On a case of a discolored sea water // Ann. Zool. Japan. – 1922. – Vol. 10. – P. 161-164.
581. *Hisada M.* Membrane resting and action potentials from a protozoan *Noctiluca scintillans* // J. of Cell. and Comp. Physiol. – 1957. – Vol. 66, № 1. – P. 57-72.
582. *Howell J.F.* *Gonyaulax monilata* sp. nov., the causative dinoflagellate of red tide on the east of Florida in Aug.–Sept., 1951 // Trans. Amer. Microsc. Soc. – 1953. – № 782. – P. 153–156.
583. Instruction manual for oceanographic survey data collection. User Manual. –
584. Version 1.1. – Hydrography and Metoc Branch: Ocean Data Services Royal Australian Navy, 2010. – 36 p.
-

585. Jeong H.J., Yoo Y.Du, Kim J.S., Seong K.Ah, Kang N.S., Kim T.H. Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic food webs // Ocean Sci. J. – 2010. – Vol. 45. – P. 65-91.
586. Kartline D.K., Buskey E.J., Lenz P.H. Rapid jumps and bioluminescence elicited by controlled hydrodynamic stimuli in a mesopelagic copepod, *Pleuromamma xiphias* // Biol.Bull.Mar.Biol.Lab.Woods-Hole. – 1999. – Vol. 197, No. 2. – P. 132-143.
587. Kay R.H. Light-stimulated and light-inhibited bioluminescence of the euphausiids *Meganystiphanes norvegica* // Proc. of the Roy. Soc. Ser. B. Biological sciences. – 1965. – Vol. 162. – P. 365-386.
588. Kelly M.G. The occurrence of dinoflagellate luminescence at Woods Hole // Biol. Bull. – 1968a. – Vol. 135. № 2. – P. 279-295.
589. Kelly M.G. Oceanic bioluminescence and ecology of dinoflagellates: Ph. D. Thesis. Harvard Univ. – 1968b. – 186 p.
590. Kelly M.G., Katona S. On endogenous diurnal rhythm of bioluminescence in a natural population of a dinoflagellates // Biol. Bull. – 1966. – Vol. 131, № 1. – P. 115– 126.
591. Kelly M.G., Tett P. Bioluminescence in the ocean // Bioluminescence in action / Herring P.J. (ed.) – N.-Y.: Akad. Press, 1978. – P. 399-418.
592. Kiernik E. Uber einige bisher unbekannte leuchtende Tiere // Zool. Anz. – 1908. – № 33. – P. 376-380.
593. Kirkpatrick P.A., Pugh P.R. Siphonophores and velellids. – In: Synopses of the British fauna (New Series) / Edited by D.M. Kermack, R.S.K. Barnes, E.S. Brill. – Leiden, The Netherlands: Kitamura. – M., 1988. – C.
594. Kofoid C.A., Swezy O. The free-living unarmored Dinoflagellata // Berkeley: Univ. Calif. Press, 1921. – 562 p.
595. Kossler F. Almung und photosynthese von Chlorella unter chromischer – bestrahlung // Rad.Res. – 1965. – Vol. 5, № 2. – P. 115-128.
596. Kossler F. Bacterial luminescence – a sensitive tool indicating environmental pollution // Биолюминесценция в Тихом океане. – Красноярск, 1982. – С. 394-403.
597. Kramp P.L. Synopsis of the Medusae of the world // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1961. – Vol. 40. – P. 1469.
598. Krasnow R., Dunlap J.C., Taylor W. et al. Circadian spontaneous bioluminescent glow and flashing of *Gonyaulax polyedra* // J.Comp.Physiol. – 1980. – Vol. 138, № 1. – P. 19-26.
599. Krasnow R., Vetterling W., Haas E., Dunlap J., Taylor W., Hastings J.W. Computer analysis of light emission and circadian rhythm of luminescence in populations and in single cells of the dinoflagellate *G. polyedra*. – In: Bioluminescence in the Pacific. – Krasnoyarsk, 1982. – P. 150-164.
600. Kremp A., Lindholm T., DreYler N., Erler K., Gerdt G., Eirtovaara S., Le-
skinen E. Bloom forming *Alexandrium ostenfeldii* (Dinophyceae) in shallow waters of the Aland Archipelago, Northern Baltic Sea // Harmful Algae. – 2009. – Vol. 8. – P. 318-328.

-
601. *Kushnir V.M., Tokarev Yu.N., Williams R., Piontkovski S.A., Evstigneev P.V.* Spatial heterogeneity of the bioluminescence fields of the tropical Atlantic Ocean and its relationship with internal waves // *Mar.Ecol.Prog.Ser.* – 1997. – Vol. 160. – P. 1-11.
602. *Labas Y.A., Gurskaya N.G., Yanushevich Y.G. et al.* Diversity and evolution of the green fluorescent protein family // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2002. – Vol. 99. – P. 4256 – 4261.
603. *Lagardere J.P.* Recherches sur le régime alimentaire et le comportement prédateur des décapodes benthiques de la pente continentale de l'Atlantique nord oriental (Golfe de Gascogne et Maroc). In: *European Marine Biology Symposium, 11, 1977. Proceedings of the 11th European Marine Biology Symposium.* Galway: 1977. – P. 397-408.
604. *Lance J.* Respiration and osmotic behaviour of copepod *Acartia* // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1965. – Vol. 14. – P. 155-165.
605. *Lapointe M., Morse D.* Reassessing the role of a 3-UTR-binding translational inhibitor in regulation of circadian bioluminescence rhythm in the dinoflagellate *Gonyaulax* // *Biol. Chem.* – 2008. – Vol. 389. – P. 13-19.
606. *Lapota D., Losee J.R.* Observation of bioluminescence in marine plankton from the Sea of Cortez // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1984. – Vol. 77. – P. 209-240.
607. *Lapota D., Galt C., Losee J.R., Huddell H.D., Orsech J.K., Neilson K.H.* Observations and measurements of planktonic bioluminescence in and around a milky sea // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1988. – Vol. 119, № 1. – P. 55-82.
608. *Lapota D., Geiger M.L., Stiffy A.V., Rosenberger D.E., Young D.K.* Correlations of planktonic bioluminescence with other oceanographic parameters from a Norwegian fjord // *Mar. Biol. Prog. Ser.* – 1989. – Vol. 55. – P. 217-227.
609. *Lapota D., Young D.K., Lavoie D., De Palma L., Hulbert M.* Bioluminescence measurements and light budget analysis in the Vestfjord Norway in the fall 1989. – Rep. NOARL-AB-91-333-006. – 1990. – 20 p.
610. *Lapota D., Rosenberger D.E., Lieberman S.H.* Planktonic bioluminescence in the pack ice and the marginal ice zone of the Beaufort sea // *Marine Biology.* – 1992. – Vol. 112. – P. 665-675.
611. *Lapota D., Osorio A.R., Liao C., Bjorndal B.* The use of bioluminescent dinoflagellates as an environmental risk assessment tool // *Marine Pollution Bulletin.* – 2007. – Vol. 54. – P. 1857-1867.
612. *Latz M.I., Bovard M., Van Delinder V., Segre E., Rohr J., Groisman A.* Bioluminescent response of individual dinoflagellate cells to hydrodynamic stress measured with millisecond resolution in a microfluidic device // *Journal of Experimental Biology.* – 2008. – Vol. 211. – P. 2865-2875.
613. *Latz M.I., Case J.F., Gran R.L.* Excitation of bioluminescence by laminar fluid shear associated with simple Couette flow // *Limnol. Oceanogr.* – 1994. – Vol. 39, № 6. – P. 1424 – 1439.
614. *Latz M.I., Frank T.M., Bowlby M.R., Widder E.A., Case J.F.* Variability in flash characteristics of a bioluminescent copepod // *Biol. Bull.* – 1987. – Vol. 173, № 3. – P. 489 – 503.
-

615. Latz M.J., Frank T.M., Case J.F. Spectral composition of bioluminescence of epipelagic organisms from the Sargasso Sea // Mar. Biol. – 1988. – Vol. 98, № 3. – P. 441-446.
616. Latz M.I., Jeong H.J. Effect of red tide dinoflagellate diet and cannibalism on the bioluminescence of the heterotrophic dinoflagellates *Protoperidinium* spp. / Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1996. – Vol. 132. – P. 275 – 285.
617. Latz M.I., Lee A.O. Spontaneous and stimulated bioluminescence of the dinoflagellate *Ceratocorys horrida* (Peridinales) // J. Phycol. – 1995. – Vol. 31. – P. 120 – 132.
618. Latz M.I., Nauen J.C., Rohr J. Bioluminescence response of four species of dinoflagellates to fully developed pipe flow // J.Plank.Res. – 2004 a. – Vol. 26. – P. 1529-1546.
619. Latz M.I., Juhl A.R., Ahmed A.M., Elghobashi S.E., Rohr J. Hydrodynamic stimulation of dinoflagellate bioluminescence: a computational and experimental study // J. Experim.Biol. – 2004 b. – Vol. 207 – P. 1941-1951.
620. Latz M.I., Jeffery A., Sarkar S., Rohr J. Effect of fully characterized unsteady flow on population growth of the dinoflagellate *Lingulodinium polyedrum* // Limnol.Oceanog. – 2009. – Vol. 54, № 4. – P. 1243-1256.
621. Latz M.I., Rohr J. Luminescent response of the red tide dinoflagellate *Lingulodinium polyedrum* to laminar and turbulent flow // Limnology and Oceanography. – 1999. – Vol. 44. – P. 1423-1435.
622. Latz M., Rohr J. Glowing with the flow // Optics and Photonics News. – 2005. – Vol. 16(10). – P. 40-45.
623. Lebour M.V. The dinoflagellates of northern seas // Plymouth: Mar. Biol. Ass. of U. K.. – 1925. – 250 p.
624. Leisman G., Cohn D.H., Nealson K.H. Bacterial origin of luminescence in marine animal // Science. – 1980. – Vol. 208. – P. 1271-1273.
625. Le Fevre J., Grall J.R. On the relationships on Noctiluca swarming off the western coast of Brittany with hydrological features and plankton characteristics of the environment // J.exp.mar.Biol.Ecol. – 1970. – Vol. 4. – P. 287-306.
626. Le Fevre J., Voisin C. Donnees d'oceanographie biologique recueillies lors de la campagne ONDINE 85. Convention Direction des Recherches et Etudes Techniques, DRET, n°85.34.213.00.470.75.01, et Laboratoire d'Oceanographie Biologique, Universite de Bretagne Occidentale, Brest, decembre 1987. – 1987. – P. 1-318.
627. Lenz J. Introduction. – In: Zooplankton. Methodology. Manual.- Harris R.P., Wiebe P.H., Lenz J., Skjoldal H.R., Huntley M.-(Eds.). – San Diego-Tokyo: – Academic Press. – 2000. – P. 1-32.
628. Li Y., Swift E., Buskey E.J. Photoinhibition of mechanically stimuable bioluminescence in the heterotrophic dinoflagellate *Protoperidinium depressum* (Pyrrophyta) // J. Phycol. – 1996. – Vol. 32. – P. 974 – 982.
629. Liu L., Wilson T.R.S., Hastings J.W. Molecular evolution of dinoflagellate luciferases, enzymes with three catalytic domains in a single polypeptide // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2004. – Vol. 101. – P. 16555-16560.

-
630. *Lloyd J.* Studies on the flash communication system in *Photinus fireflies* // Misc Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. – 1966. – Vol. 130. – P. 1-95.
631. *Loeblich L.A., Loeblich A.R.* The organisms causing New England red tide *Gonyaulax excavate* // Proc. 1-st intern. toxic Dinoflagellate blooms. – Boston, Massach., 1975. – P. 207-209.
632. *Losee J., Lapota D., Lieberman H.* Bioluminescence: A new tool for oceanography // Advances in Chemistry Series, – 1985. – Vol. 209. – P. 211-234.
633. *Ludwig F.* Leuchten unsere Susswasserperideneen // Bot. Zbl. – 1898. Bd 76. S. – P. 295–300.
634. *Lynch R.V.* Analysis of Fleet Reports of Bioluminescence in the Indian Ocean // U.S.Naval Research Laboratory, Report. – 1981. – 8526.
635. *Lynch R.V.* The occurrence and distribution of surface bioluminescence in the oceans during 1966 through 1977. Marine Biology and Biochemistry branch, Ocean Science Division, Naval Research Laboratory, Washington D.C., April 26, 1979, report № 8210. – 1978. – P. 1-45.
636. *Maldonado E.M., Latz M.I.* Shear-stress dependence of dinoflagellate bioluminescence // Biological Bulletin. – 2007. – Vol. 212. – P. 242-249.
637. *Malt S.J.* Polymorphism and pore signature patterns in the copepod genus *Oncaea* (Cyclopoida) // J.mar.biol.Ass.U.K. – 1983. – Vol. 63. – P. 449- 466.
638. Marine ecology. – Kinne O. (ed.). – London; N. Y.; Sydney; Toronto: Wiley-Inter-science Publ., 1971. – Vol. 1, Part 2. – P. 821–996.
639. *Marra J.* Marine bioluminescence and upper ocean physics: seasonal changes in the Northeast Atlantic // Oceanography. – 1989. – Vol. 2, № 2. – P. 36-38.
640. *Marsinko C.L.J., Painter S.C., Martin A.P., Allen J.T.* A review of the measurement and modeling of dinoflagellate bioluminescence // Progress in Oceanography. – 2013. – Vol. 109. – P. 117-129.
641. *Mashukova O.V., Tokarev Yu.N.* Seasonal dynamic of the Black sea ctenophores-aliens bioluminescence // Natura Montenegrina, Podgorica. – 2013. – Vol.12. № 2. – P. 345-355.
642. *Mashukova O.V., Tokarev Yu.N.* Variability of the bioluminescence characteristics of the Black Sea ctenophores-aliens in connection with different conditions of nutrition // Open Journal: Advances in Bioscience and biotechnology. – November, 2013. – Vol. 4, № 11. – P.968-973.
643. *Mason D.T.* The growth response of *Artemia salina* (L) to various feeding regimes // Crustaceana. – 1963. – Vol. 5, № 2. – P. 138-150.
644. *Mauchline J.* The integumental sensilla and glands of pelagic crustacean // J.mar.biol.Ass.U.K. – 1977. – Vol. 57. – P. 973- 994.
645. *Mauchline J.* Taxonomic value of pore pattern in the integument of calanoid copepods (Crestacea) // J.Zool.Lond. – 1987. – Vol. 214. – P. 697- 749.
646. *McAllister D.E.* A collection of oceani fishes from off British Columbia with a discussion of the evolution of black peritoneum // Bull. Nat. Mus. Can. – 1961. – Vol. 172. – P. 39–43.
647. *McCapra F., Hart R.* The origin of marine bioluminescence // Nature. – 1980. – Vol. 286. – P. 660–661.
-

648. McMurrey L.H. Studies on properties and biochemistry of circadian rhythms in the bioluminescent dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra* // Ph. D. Thesis. Harvard Univ., 1971. – 24 p.
649. Mearens A.J., Yong D.R. The manner in which organisms concentrate pollutants / A. J. Mearens, D. R. Yong // Proc.Oceans. – 1983. – Vol. 2, № 1. – P. 927 – 931.
650. Meighen E.A. Bacterial bioluminescence: organization, regulation, and application of lux genes // The FASEB. – 1993. – P. 1016-1022.
651. Miyaguchi H., Fujiki T., Kikuchi T., Kuwahara V.S., Toda T. Relationship between the bloom of *Noctiluca scintillans* and environmental factors in the coastal waters of Sagami Bay, Japan. // Journal of Plankton Research. – 2006. – Vol. 28. – P. 313–324.
652. Moeller H.V., Johnson M.D., Falkowski P.J. Photoacclimation in the phototrophic marine ciliate *Mesidinium rubrum* (Ciliophora) // J. Phycol. – 2011. – Vol. 47. – P. 324-332.
653. Moline M.A., Oliver M.J., Mobley C.D., Sundman L., Bensky T., Bergmann T., Bissett W.P., Case J., Raymond E.H., Schofield O.M.E. Bioluminescence in a complex coastal environment: 1. Temporal dynamics of nighttime water-leaving radiance // J. Geophys. Res. Oceans. – 2007. – 112 p.
654. Moline M.A., Blackwell S.M., Case J.F., Haddock S.H.D., Herren C.M., Orrioco C.M., Terrill E. Bioluminescence to reveal structure and interaction of coastal planktonic communities // Deep Sea Research. Part II: Topical Studies in Oceanography. 2009. – Vol. 56. – P. 232-245.
655. Morin J.G. Coastal bioluminescence: patterns and functions // Bull. Mar. Sci.- 1983. – Vol. 33, №.4. – C. 787-817.
656. Morin J.G. Bermingham E.L. Bioluminescent patterns in a tropical ostracods // Amer. Zool. – 1980. – Vol. 20. – P. 851.
657. Morse D., Pappenheimer A.M., Hastings J.W. Role of a luciferin-binding protein in the circadian bioluminescent reaction of *Gonyaulax polyedra* // J. Biol. Chem. – 1989. – Vol. 264, № 20. – P. 11822-11826.
658. Nashikawa T. *Gonyaulax* and the discolored water in the Bay of Agu // Ann. Zool. Japan. – 1901. – Vol. 4. – P. 31-34.
659. NAVOCEANO<<https://oceanography.navy.mil/legacy/web/biolum/blwebpge.htm>> (viewed 22.01.09). – 2009.
660. Nawata T., Sibaoka T. Coupling between action potential and bioluminescence in *Noctiluca*: effects of inorganic ions and pH in vacuolar sap // J. Comp. Physiol. – 1979. – Vol. 134. – P. 137-149.
661. Nealson K.H., Hastings J.W. Bacterial bioluminescence: its control and ecological significance // Microboological Review. – 1978. – Vol. 43. – P. 4496-4518.
662. Nealson K.H., Arneson A.C., Huber M.E. Identification of marine organisms using kinetics and spectral properties of their bioluminescence // Mar. Biol. – 1986. – Vol. 91, № 1. – P. 77-83.
663. Nealson K.H., Stotts L.B. Foreword Bioluminescence: current perspectives. – Minneapolis: Burgess Pub., 1981. – 170 P.

664. Neilson D.J., Latz M.I., Case J.F. Temporal variability in the vertical structure of bioluminescence in the North Atlantic Ocean // J. Geophys. Res. – 1995. – Vol. 100 (C4). – P. 6591-6603.
665. Nemoto A. A new species of Euphausiacea, *Thysanoessa inspinata*, from the North Pacific // J. Oceanog. Soc. Japan. – 1963. – Vol. 19, № 1. – P. 41-47.
666. Neshiba S. Pulsed light stimulation of marine luminescence *in situ* // Limnol. Oceanogr. – 1967. – Vol. 12, № 2. – P. 222-235.
667. Nicol J.A.C. The regulation of light emission in animals // Biol. Reviews Cambridge Philos.Soc. – 1960. – Vol. 35, № 1. – P. 1-40.
668. Nicol J.A. Animal luminescence // Advances in Compar.Physiol. Biochem. – 1962. – № 1. – P. 217-273.
669. Nicol J.A. Observation on luminescence in *Noctiluca* // J. mar. Biol. Ass. U. K. – 1958 a. – Vol. 37, № 3. – P. 705-752.
670. Nicol J.A. Observation on luminescence in pelagic animals // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1958 b. – Vol. 37, № 3. – P. 705-752.
671. Njus D., Swift E. Bioluminescence. – In: Toxic Dinoflagellate Blooms. – Taylor D.L., Seliger H.H. (Eds.)- N.-Y.: Akad. Press. – 1979. – P. 459-462.
672. Nordly E. Experimental studies on the ecology of *Ceratia* // Oikos. – 1957. – Vol. 8, № 2. – P. 200-265.
673. Ogoh K.; Ohmiya Y. Complete mitochondrial DNA sequence of the sea-firefly, *Vargula hilgendorffii* (Crustacea, Ostracoda) with duplicate control regions // Gene. – 2004. – Vol. 327, № 1. – P. 131-139.
674. Ohara H., Terasima T. Variations of cellular sulphhydryl content during cell cycle of HeLa cells and its correlation to cyclic change of X-rays sensitivity // Exp. cell. biol. – 1969. – Vol. 58, № 1. – P. 182-185.
675. Okamoto K.O., Shao L, Hastings J.W., Colepicolo P. Acute and chronic effects of toxic metals on viability, encystment and bioluminescence in the dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* // Corp. Biochem. Physiol. Part C. – 1999. – Vol. 123. – P. 75 – 83.
676. Orsech J.K., Neilson K.H. Bioluminescence of marine snow: its effect on the optical properties of the sea. – In: Papers VII Intern. Conf. “Ocean-Optics”. – Bellingham, USA. – 1984. – Vol. 489. – P.100-106.
677. Paterson H.L., Knott B., Waite A.M. Microzooplankton community structure and grazing on phytoplankton, in an eddy pair in the Indian Ocean off Western Australia // Deep-Sea Research II. – 2007. – Vol. 54. – P. 1076-1093.
678. Paterson H.L., Knott B., Koslow A. J., Waite A.M. The grazing impact of microzooplankton of south west Western Australia: as measured by the dilution technique // J. Plankton Res. – 2008. – Vol. 30. – P. 379-392.
679. Paulmurugan R. Bioluminescent protein: high sensitive optical reporters for imaging protein-protein interactions and protein foldings in living animals. In: Bioluminescence – recent advances in Oceanic measurements and laboratory applications. P. 2. Bioluminescence imaging methods / (David Lapota – ed.). – InTech: Rijeka (Croatia), 2012. – P. 49-80.
680. Pennisi E. Light in the deep // Science. – 2012. – Vol. 235, No 3. – P. 1060-1063.

681. *Petters R.H.* The ecological implications of body size. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1983. – 329 p.
682. *Phieffer C.B., Palmer R.J.Jr., White D.C.* Comparison of relative photon flux from single cells of the bioluminescent marine bacteria *Vibrio fischeri* and *Vibrio harveyi* using photon-counting microscopy // *Luminescence*. – 1999. – Vol. 14, No. 3. – P. 147-151.
683. *Piontkovski S.A., Tokarev Y.N., Bitukov E.P., Williams R., Kiefer D.A.* The bioluminescent field of the Atlantic Ocean. // *Marine Ecology Progress Series*. – 1997. – Vol. 156. – P. 33-41.
684. *Piontkovski S.A., Landry M.R., Finenko Z.Z., Kovalev A.V., Williams R., Gallienne C.P., Mishonov A.V., Skryabin V.A., Tokarev Y.N., Nikolsy V.N.* Plankton communities of the South Atlantic anticyclonic gyre // *Oceanologica Acta*. – 2003. – Vol. 23 (3). – P. 255-268.
685. *Piontkovski S.A., Tokarev Yu.N., Levin L.A.* A comparison of bioluminescence and chlorophyll fields of the world ocean // *Bioluminescence and Chemiluminescence – Chemistry, Biology and Applications*. – 2006. – P. 261-264.
686. *Pittendrigh C.S.* Circadian organization and the photoperiodic phenomena. – In: B.K. Pollett (ed.), *Biological Clocks in Reproductive Cycles*. – Bristol: John Wright, 1981.
687. *Poinar G.O., Hess R., Thomas G.M.* Isolation of defective bacteriophages from *Xenorhabdus* spp. (Enterobacteriaceae). I. *R.C.S. Medical Science*. – 1980. – Vol. 8, 141 p.
688. *Porter K., Porter J.* Bioluminescence in marine plankton: a coevolved anti-predation system // *Amer. Natur.* – 1979. – Vol. 114, № 3. – P. 458-461.
689. *Posner H.B., Sparrow A.H.* Survival of *Chlorella* and *Chlamydomonas* after acute and chronic gamma-radiation // *Rad.Bot.* – 1964. – Vol. 4, № 3. – P. 253-258.
690. *Posner H.B.* Effects of gamma irradiation on growth, colonyforming ability and cellular constituents of *Chlorella pyrenoidosa* // *Rad. Bot.* – 1965. – Vol. 5, № 2. – P. 129-144.
691. *Poupin J., Cussatlegras A.-S., Geistdoerfer P.* Plancton Marin Bioluminescent. Inventaire documenté des espèces et bilan des formes les plus communes de la mer d'Iroise. – RAPPORT SCIENTIFIQUE DU LOEN, Laboratoire d'Océanographie de l'École Navale, LOEN. – 1999. – 64 c.
692. *Price H.J., Paffenhofer C.A., Strickler J.R.* Modes of cell capture in Calanoid copepods // *Limnol. Oceanogr.* – 1983. – Vol. 28, № 1. – P. 116-123.
693. *Prosi F.* Heavy Metals in Aquatic Organisms // *Metal Pollution in Aquatic Environment*. – 1996. – P. 271 – 324.
694. *Quevedo M., Anadon R.* Protist control of phytoplankton growth in the subtropical north-east Atlantic // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1999. – Vol. 185. – P. 285-291.
695. *Rabbow E., Rettberg P., Baumstark-Khan C., Homeck G.* The SOS-LUX-LAC-FLUORO-Toxicity-test on the International Space Station (ISS) // *Adv. Space Res.* – 2003. – № 31. – P. 1513-1524.

696. *Ranade M.* Observations on the resistance of *Tigtiopus fulvus* to changes in temperature and salinity // J. mar. biol. Assoc. U. K. – 1957. – Vol. 36. – P. 115-119.
697. *Rapp P.E.* An atlas of cellular oscillators // J. Exp. Biol. – 1979. – Vol. 81. – P. 281-306.
698. *Raymond J.A., De Vries A.L.* Bioluminescence in McMurdo Sound, Antarctica // Limnol Oceanogr. – 1976. – Vol. 21, № 4. – P. 599-602.
699. *Reeve M.P.* The filter-feeding of *Artemia*. 1. In pure culture of plant cells // J. Exp. Biol. – 1963. – Vol. 140. – P. 195-205.
700. *Reinke J.* Über das Leuchten von *Ceratium tripos* // Wiss. Meeresunters. Kiel: N. F. – 1898. – P. 37-41.
701. *Reynolds G.T.* Application of photosensitive devices to bioluminescence studies // Photochem. Photobiol. – 1978. – Vol. 27, № 4. – P. 405 – 421.
702. *Ribarov S.R., Benov L.C., Benchev I.C.* Hemolysis and peroxidation // Experientia. – 1982. – Vol. 38. – P. 1354-1355.
703. *Robison B.H.* Bioluminescence in the benthopelagic holothurian *Eynpniastes eximia* // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1992. – Vol. 72. – P. 463-472.
704. *Robison B.H.* La lumiere des oceans // Pour la Science. – 1995. – Vol. 215. – P. 69-76.
705. *Robison B.H.* Deep pelagic biology // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 2004. – Vol. 300, № 1-2. – P. 253-272.
706. *Rodriguez-Micege C., Pacheco-Costelao J.M.* On the contribution of light to patchy distributions in the sea // J.Mar.Biol.Ass.UK. – 1989. – Vol. 69, № 3. – P. 728-737.
707. *Rodriguez J., Nunez J.C., Francis V., Santiago M., Olivieri K., Sanchez E., Flores M., Astacio S., Sastre M.* Population dynamics of *Pyrodictum bahamense* and *Ceratium furca* at Laguna Grande, Puerto Rico // EOS Trans. Am. Geophys. Union. – 2006. – Vol. 87, № 36.
708. *Rohr J., Losee J., Hoyt J.* Stimulation of bioluminescence by turbulent pipe flow // Deep-Sea Research. – 1990. – Vol. 37. – P. 1639- 1646.
709. *Ruby E.G., Greenberg E.P., Hastings J.W.* Planktonic marine luminous bacteria species distribution in the water column // Appl.Environ.Microbiol. – 1980. – Vol. 39, № 2. – P. 302-306.
710. *Russell F.S.* The Medusae of the British Isles, Antomedusae, Leptomedusae, Limnomedusae, Trachymedusae and Narcomedusae // Cambridge University Press 1953. – P. 530.
711. *Sasaki S.* Oscillation in bacterial bioluminescence. – In.: Bioluminescence – recent advances in Oceanic measurements and laboratory applications. P. 3. Bacterial Luminescence / (David Lapota – ed.). – InTech: Rijeka (Croatia), 2012. – P. 167-190.
712. *Schiller J.* Dinoflagellates (Peridineae) in monographischer Behandlung. 1. Teil, Lieferung. 3. / Ed. Dr. L. Rabenhorst. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. – Leipzig : Akademische Verlagsgesel. Ischaft., 1933 – 617 p.

713. Schmidt R.J., Van D. Gooch, Loblich A. R., Hastings J.W. Comparative study of luminescent and nonluminescent strains of *Gonyaulax excavata* // J. Phycol. – 1978. – Vol. 14, № 1. – P. 5 – 9.
714. Schmitter R. E., Njus D., Sulzman F.M., Gooch V.D., Hastings J.W. Dinoflagellate bioluminescence: A comparative study of in vitro components // J. Cell. Physiol. – 1976. – Vol. 87. – P. 123 – 134.
715. Seliger H. H., Biggley W.H., Swift E. Absolute value of photon emission from the marine dinoflagellates *Pyrodinium bahamense*, *Gonyaulax polyedra* and *Pyrocystis lunula* // Photochem. Photobiol. – 1969. – Vol. 10. – P. 227 – 232.
716. Seliger H.H., Fastie W.G., McElroy W.D. Towable photometer for rapid area mapping of concentration of bioluminescent marine dinoflagellates // Limnol. Oceanogr. – 1969. – Vol. 14, № 5. – P. 806-813.
717. Seliger H. H., Biggley W.H. Optimization of bioluminescence in marine dinoflagellates // Paper presented at Annual meeting, AGV, San Francisco, Calif., Dec. 1982.
718. Seo K.S., Fritz L. Cell ultrastructural changes correlate with circadian rhythms in *Pyrocystis lunula* (Pyrrophyta) // J. Phycol. – 2000. – Vol. 36, № 2. – P. 351-358.
719. Shannon C.E. A mathematical theory of communication. – Bell Syst. Techn. – 1948. – Vol. 27. – P. 379-423.
720. Shiganova T.A., Bulgakova Y.V., Volovik S.P. et al. The new invader *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystem in the northeastern Black Sea // Hydrobiologia. – 2001. – Vol. 451. – P. 187 – 197.
721. Shimomura O. Bioluminescence: Chemical principles and methods // World Scientific. – 2006. – 470 p.
722. Shimomura O., Beers T.R., Johnson F.H. The cyanid activation of *Odontostyllis* luminescence // J. cell. comp. Physiol. – 1964. – Vol. 64. – P. 15-21.
723. Shimomura O., Johnson F.H. Chemical nature of bioluminescence systems in coelenterates // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1975. – Vol. 75. – P. 2611-2615.
724. Shimomura O., Inoue S., Johnson F.H., Haneda Y. Widespread occurrence of coelenterazine in marine bioluminescence // Comp. Biochem. Physiol. – 1980. – Vol. 65B. – P. 435-437.
725. Sie E.H., James A., Gordon A. Application of luminescence in aerospace industry. – Bioluminescence in progress. – Princeton: Univers. Press, 1966. – P. 195-201.
726. Silverberg B.A. Ultrastructural localisation of lead in *Stigeochonium tenue* (Chlorophyceae, Ulotrichales) as demonstrated by cytochemical and X-ray microanalysis // Phycologia. – 1975. – Vol. 1, № 14. – P. 265-274.
727. Soli G. Bioluminescence cycle of photosynthetic dinoflagellates // Limnol. Oceanogr. – 1966. – N 3. – P. 355-363.
728. Sournia A. Atlas du Phytoplancton Marin, volume I : Introduction, Cyanophycées, Dictyochophycées, Dinophycées et Raphidophycées. Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique. – CNRS : Paris, 1986. – 219 p.
729. Spruir-Van der Burg A. Emission spectra of luminous bacteria // Biochimica et Biophysica Acta. – 1950. – Vol. 5. – P. 175-178.

730. *Stancheva I.M., Geneva M. Hristozkova et al.* Antioxidant capacity of sage grown on heavy metal-polluted soil // *Physiology Plankton*. – 2010. – Vol. 57, № 6. – C. 857 – 863.
731. *Staples R.F.* The Distribution and Characteristics of Surface bioluminescence in the Oceans // U.S. Naval Oceanographic Office Publ. – TR-184. – 1966. – 54 p.
732. *Steindinger K.A.* Species of the tamarensislcatenella group of *Gonyaulax* and the fucoxanthin derivative-containing gymnodinioids // *Toxic marine phytoplankton. Proc. Fourth Int. conf. on Toxic Marine Phytoplankton*. – N. Y.; Amsterdam; London: Elsevier, 1990. – P. 11-16.
733. *Steindinger K.A., Davis Y.E., Williams Y.W.* Dinoflagellate studies on the in-shore waters of the coast of Florida // *Red Tide Studies / Pinellas to Collier Counties.- 1963-1966.- Professional papers series*. – 1973. – №9.- P. 1-141.
734. *Steuer A.* Bericht uber die bearboiting der copepodengattung *Pleuromamma*, Giesbr. 1898 der deutschen tiefsee-expidition “Valdivia” // *Thalassia*. – 1933. – Vol. 1, № 2. – P. 1-65.
735. *Struhsaker J.W., Eldridge M.B., Echeverria T.* Effects of benzene (a water-soluble component of crude oil) on eggs and larvae of pacific herring and northern anchovy. – In: *Pollution and physiology of marine organisms*. – 1974. – P. 253-284.
736. *Sullivan J.M., Swift E.* Photoinhibition of mechanically stimulated bioluminescence in the autotrophic dinoflagellate, *Ceratium fusus* (Pyrrophyta) // *J. Phycol.* – 1994. – Vol. 30. – P. 633 – 637.
737. *Sullivan J.M., Swift E.* Photoenhancement of bioluminescence capacity in natural and laboratory populations of the autotrophic dinoflagellate *Ceratium fusus* (Ehrenb.) Dujardin / *J. Geophys. Res.* – 1995. – Vol. 100. – P. 6565 – 6574.
738. *Sweeney B.M., Haxo F.T., Hastings J.W.* Action spectra for two effects of light on luminescence in *Gonyaulax polyedra* // *Journal of General Physiology*. – 1959. – Vol. 43. – P. 285–299.
739. *Sweeney B.M.* Bioluminescence dinoflagellates // *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*. – 1963. – V. 125, № 1. – P. 177-182.
740. *Sweeney B.M.* Laboratory stadies of a green *Noctiluca* from New Guinea / *J. Phycol.* – 1971. – Vol. 7. – P. 53 – 58.
741. *Sweeney B.N.* Sensitivity to stimulation a component of the circadian rhythm in luminescence in *Gonyaulax* // *Plant. Physiol.* – 1972. – Vol. 49, № 6. – P. 994-997.
742. *Sweeney B.M., Bouch G.B.* Crystal-like particles in luminous and non-luminous dinoflagellates // *Bioluminescence in progress.- Princeton: Univ. Press*, 1966. – P. 331- 348.
743. *Swift E., Biggley W.H., Seliger H.V.* Species of oceanic dinoflagellates in the genera *Dissodinium* and *Pyrocystis*- terclonal and interspecific comparisons of the color and photon yield of bioluminescence // *J. Phycol.* – 1973. – Vol. 9. – P. 420 – 426.

744. Swift E., Biggley W.H., Verity P.G., Brown D.T. Zooplankton are major sources of epipelagic bioluminescence in the southern Sargasso Sea // Bull. Mar. Sci. – 1983. – Vol. 33, № 4. – P. 855 – 863.
745. Swift E., Lessard E.J., Biggley W.H. Organisms associated with stimulated epipelagic bioluminescence in the Sargasso Sea and Gulf Stream. – J. of Plankt. Res. – 1985. – Vol. 7, № 6. – P. 831-848.
746. Swift E., Meunier V. Effects of light intensity on division rate, stimuable bioluminescence and cell size of oceanic dinoflagellates *Dissodinium lunula*, *Pyrocystis fusiformis* and *Pyrocystis noctiluca* // J. Phycol. – 1976. – Vol. 12. – P. 14-22.
747. Swift E., Sullivan J.M., Batchelder H.P., Van Keuren J., Vaillancourt R.D., Bidigar R. R. Bioluminescent organisms and bioluminescence measurements in the North Atlantic Ocean near latitude 59.5°N, longitude 21°W // J. Geophys. Res. – 1995 – Vol. 100. – P. 6527–6547.
748. Sykes P.P., Huntley M.E. Acute physiological reaction of *Calanus pacificus* to selected dinoflagellates: direct observations // Mar. Biol. – 1987. – Vol. 94, № 1. – P. 19-24.
749. Taylor F.J.R. *Gonyaulax polygramma* Stein in Cape Waters: a taxonomic problem related to development morphology // El. S. Afr. Bot. – 1962. – Vol. 28. – P. 237-242.
750. Taylor F.J.R. Taxonomy and classification // The biology of dinoflagellates. – Ed. by F. J. R. Taylor. (Bot. Monogr. 21). Oxford etc.: Blackwell Sci. Publ., 1987. – P. 723-731.
751. Taylor W.R., Seliger H.H., Fastie W.G., McElroy W.D. Biological and physical observations on a Phosphorescent Bay in Falmouth Harbour // J. Mar. Res. – 1966. – Vol. 24. – P. 28-43.
752. Terio B. Possibilita interrelazioni tra bioluminescenza e fluorescenza di materiali fotosensibili presenti nelle pinne e sui parpapodi dei Tomopteridi. Osservazioni su *Tomopteris (Jonhstonella) nationalis* Apstein // Atti della Societa Peloritana di Scienze Fisiche Matematiche e Naturali. – 1964. – Vol. 10. – P. 127-138.
753. Tett P.B. The effects of temperature on the flash-stimulated luminescence of the euphausiid *Thysanoessa raschii* // J. mar. biol. Ass. U.K. – 1969. – Vol. 49, № 1. – P. 245-248.
754. Tett P.B. The relation between dinoflagellates and bioluminescence of sea water // J. mar. biol. Ass. U.K. – 1971. – Vol. 51, № 1. – P. 183-206.
755. Tett P.B., Kelly M.G. Marine bioluminescence // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. – 1973. – Vol. 11. – P. 89-175.
756. Thompson C.M., Herring P.J., Campbell A.K. Coelenterazine distribution and luciferase characteristics in oceanic decapod crustaceans // Mar. Biol. – 1995a. – Vol. 124, № 2. – P. 197-207.
757. Thompson C.M., Herring P.J., Campbell A.K. Evidence for de novo biosynthesis of coelenterazine in the bioluminescent midwater shrimp, *Systellaspis debilis* // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1995b. – Vol. 75, № 1. – P. 165-171.

758. Tokarev Ju.N. Influence of different doses of gamma-radiation on bioluminescence of Black Sea species *Noctiluca miliaris* Sur. // Abst. paper for Internat. symp. "Interaction between water and living mater". – Odessa, 1975. – P. 111-112.
759. Tokarev Yu.N. Plankton as a factor modifying the physical characteristics in marine environment // Mar.Ecol. – 1996. – Vol. 17, № 1-3. – P. 187-196.
760. Tokarev Yu.N., Bityukov E.P., Evstigneev P.V. Daily rhythm of bioluminescence of different phylogenic groups and their contribution to the bioluminescence field // Abstr. paper of the 37-th EMBS / Reykjavik, 2002. – P. 169.
761. Tokarev Yu.N., Bityukov E.P., Williams R., Vasilenko V.I., Piontkovski S.A., Sokolov B.G. The bioluminescence field as an indicator of the spatial structure and physiological state of the planktonic community at the Mediterranean sea basin. – In: Malanotte-Rizzoli and V.N. Eremeev (eds.). The eastern Mediterranean as a laboratory basin for the assessment of contrasting ecosystems. – The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1999. – P. 407-416.
762. Tokarev Yu.N., Evstigneev P.V., Mashukova O.V. Bioluminescence of plankton organisms as an index of the neritic aquatoriums pollution // Proceedings of the Eighth International Conference on the Mediterranean Coastal Environment, MEDCOAST 07, 13-17 November 2007, Alexandria, Egypt // Middle East Technical University, Ankara: Turkey, 2007. – Vol. 2. P. 925-936.
763. Tokarev Yu.N., Melnikov V.V., Burmistrova N.V., Belokopytov V.N., Temnykh A.V. Some aspects of the climate impact on long-term changeability of the Black sea bioluminescence field and plankton community characteristics // J. of Environmental Protection and Ecology. – 2010. – Vol. 11. – P. 1078-1084.
764. Tokarev Yu.N., Mashukova O., Sibirtsova E. Bioluminescence characteristics changeability of ctenophore *Beroe ovata* Mayer 1912 (Beroida) in ontogenesis // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2012. – Vol. 12. – P. 479-484.
765. Torres E., Cohen A.C. *Vargulla morini*, a new species of bioluminescent ostracode (Myodocopida: Cypridinidae) from Belize and associated copepod (Copepoda: Siphonostomatoda: Nicothoidae) // J. Crustacean Biol. – 2005. – Vol. 25. – P. 11-24.
766. Tregouboff G., Rose M. Manuel de planctonologie mediterraneenne // Centre national de la recherche scientifique, Paris, 1957. – Vol. 1. – P. 1-587 ; Vol. 2. – P. 1-207.
767. Tsuji F.I., Barnes A.T., Case F.J. Bioluminescence in the marine teleost, *Porichthys notatus*, and its induction in a non-luminous form by Cypridina (Ostracod) liciferin // Nature. – 1972. – Vol. 237. – P. 515-516.
768. Tsuji F.I., Lynch R.V., Haneda Y. Studies on the bioluminescence of the marine ostracod *Cypridina serrata* // Biol. Bull. Woods Hole. – 1970. – Vol. 139. – P. 386-481.
769. Ulitzur S. The use of intact luminous bacteria in analytical chemistry, clinical microbiology and acute toxicity. – In: Biotechnology: Bridging Research and Applicacations. (Ed. Kamely et.al.), 1991. – P. 79-87.

770. Urbanczyk H., Ast J.C., Dunlop P.V. Phylogeny, genomics, and symbiosis of *Photobacterium* // FEMS Microbiology Reviews. – 2011. – Vol. 35, № 2. – P. 324-342.
771. Utyushev R.N., Levin L.A., Gitelson J.I. Diurnal rhythm of the bioluminescent field in the ocean epipelagic zone // Marine Biology. – 1999. – Vol. 134. – P. 439-448.
772. Valiadi M., Iglesias-Rodriguez D. Understanding Bioluminescence in Dinoflagellates—How Far Have We Come? // Microorganisms. – 2013. – Vol. 1. – P. 3-25.
773. Vasilenko V.I., Bitykov E.P., Sokolov B.G., Tokarev Yu.N. Hydrobiophysical device “Salpa” of the Institute of Biology of the Southern Seas used for bioluminescent investigation of the upper layers of the ocean – In: J.W.Hastings, L.J. Kricka & P.E. Stanley (eds). Bioluminescence and Chemiluminescence. Molecular reporting with photons / Proceedings of 9th Intern. Symp., Woods Hole, October 1996. – Chichester: J.Wiley & Sons, 1997. – P. 549 – 552.
774. Vavilin D.V., Polynov V.A., Matorin D.N., Venediktov P.S. Sublethal concentrations of copper stimulate photosystem II photoinhibition in *Chlorella pyrenoidosa* // J. Plant Physiol. – 1995. – Vol. 146. – P. 609-614.
775. Verity P.G., Stoecker D.K., Sieracki M.E., Nelson J.R. Microzooplankton grazing of primary production at 140° W in the Equatorial Pacific // Deep-Sea Res. IT – 1996. – Vol. 43. – P. 1227 – 1255.
776. Vinogradov M.E. Some problems of vertical distribution of meso- and macroplankton in the ocean // Advan. Mar.Biol. – 1997. – Vol. 32. – P. 1-92.
777. Von Dassow P.B., Latz Rachel.N., Michael I. Bioluminescent response of the dinoflagellate *Lingulodinium polyedrum* to developing flow: tuning of sensitivity and the role of desensitization in controlling a defensive behavior of a planktonic cell // Limnology and Oceanography. – 2005. – Vol. 50. – P. 607-619.
778. Wada M., Kogure K., Ohwada K., Simudu H. Coupling between respiratory chain and luminescent system of *Vibrio harveyi*. – In: Abstr. Int. Symp. Mic. Ecol. / Barcelona, 1992. – P. 157.
779. Ward W.W., Seliger H.H. Properties of mnemiopsin and berovin, calcium-activated photoproteins from the ctenophores *Mnemiopsis sp.* and *Beroe ovata* // Biochemistry. – 1974. – Vol. 13. – P. 1500-1509.
780. Watson M., Herring P.J. A new database for observations of bioluminescence // Marine Observer. – 1992. – Vol. 62. – P. 182-183.
781. Webb J.V., Hollingsworth M.J., Mill A.J., Davies R.W. Temperature – Dependence of repair of sublethal radiation damage in *Drosophila* // Rad. Res. – 1975. – Vol. 65, № 1. – P. 187-190.
782. Widder E.A., Frey C.L., Borne L.J. HIDE X Generation II: a new and improved instrument for measuring marine bioluminescence // Marine Technology Society of the IEEE (Oceans’03). – 2003. – 4.
783. Widder E.A. Bioluminescence in the Ocean: Origins of Biological, Chemical, and Ecological Diversity// Science. – 2010. – V. 328. – P. 704-708.

784. *Widder E.A., Case J.F.* Bioluminescence excitation in dinoflagellate / K.H. Nealson (ed.). Bioluminescent current perspectives. – Burgess, 1981. – P. 125–132.
785. *Widder E.A., Case J.E.* Distribution of subcellular bioluminescent sources in a dinoflagellate *Pyrocystis fusiformis* // Biol. Bull. – 1982. – 162. – P. 423–448.
786. *Widder E.A., Green C.H., Youngbluth M.J.* Bioluminescence of sound-scattering layers in the Gulf of Maine // J. Plankton Res. – 1992. – Vol. 14. – P. 1607–1624.
787. *Widder E.A., Latz M.J., Case J.F.* Marine bioluminescence spectra measured with an optical multichannel detection system // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods-Hole. – 1983. – 163, N 3. – P. 791 – 810.
788. *Widder E.A., Bernstein S.A., Bracher D.F., Case J.E., Reisenbichler K.R., J.J. Torres.* Bioluminescence in the Monterey Submarine Canyon: image analysis of video recordings from a midwater submersible // Marine Biology. – 1989. – Vol. 100. – P. 541–551.
789. *Whipple G.H.* Luminous bacteria as a radiobiological testorganism // J. Cell. Comp. Physiol. – 1954. – Vol. 43, № 3. – P. 244–248.
790. *Williams R., Tokarev Yu.N., Mishonov A., Piontkovski S.A., Bituykov E.P., Kovalev A.V., Cherepanov O.A., Sokolov B.G., Vasilenko V.I., Geiger M.A., Bird I.A., Yilmar A., Sur. H, Demirel M.* Intercalibration of the bathyphotometers SALPA (Ukraine) and HIDEK (USA) in the Mediterranean Sea // Abst. papers Intern. Conf.: Oceanography of the eastern Mediterranean and Black Seas. – Greece, 1999. – P. 178.
791. *Willmer E.N.* Further Observations on the ‘Metaplasia’ of an Amoeba, *Naegleria gruberi* // Development. – 1958. – 6. – P. 187–214.
792. *White H.H.* Effects of dinoflagellate bioluminescence on the ingestion rates of herbivorous zooplankton // J.Experimen.Biol.Ecol. – 1979. – Vol. 36. – P. 217–224.
793. *Yentsch C.S., Plinney D.A.* A bridge between ocean optics and microbial ecology // Limnol.Oceanogr. – 1989. – Vol. 34, № 8. – P. 1694–1705.
794. *Yevstigneyev P.V., Yevstigneyev V.P.* Spontaneous bioluminescence of *Noctiluca scintillans* Sur. (Dinophyta) in the Monolayer // Int. J. Algae. – 2005. – Vol. 7, № 3. – P. 228–236.
795. *Yorden A.L., Schnauss E.R., Sie E.H.* et al. Toxicant detector. Pat. 3370175, 1968. – USA.
796. *Young R.E.* Color of bioluminescence in pelagic organisms. – In: Bioluminescence, current, perspectives (K.N. Nealson, ed.). – Minneapolis, 1981. – P. 72–81.
797. *Young R.E., Roper C.F.E., Walters J.F.* Eyes and extraocular photoreceptors in midwater cephalopods and fishes: their roles in detecting downwelling light for counterillumination // Mar.Biol. – 1979. – 51, № 4. – P. 371 – 380.
798. *Zacharias O.* Beobachtungen uber das Leuchtvermogen von *Ceratium tripos* (Mull.) // Biol. Zentralbl. – 1905. – Vol. 25. – P. 20–30.
799. *Zinner K.* Survey of the brazilian bioluminescent species // Arq.Biol.Technol. – 1985. – Vol. 28 (4). – P.535–552.

Знак информационной
продукции **16+**

Научное издание

Токарев Ю.Н., Евстигнеев П.В., Машукова О.В.

ПЛАНКТОННЫЕ БИОЛЮМИНЕСЦЕНТЫ МИРОВОГО ОКЕАНА:
видовое разнообразие, характеристики светового излучения
в норме и при антропогенном воздействии

Подготовка к печати *А.В.Блинова*
Макет и компьютерная верстка *А.В.Пинчук*
Художественный редактор *Н.В.Дымникова*

«Н.Орианда»TM
ИП Дымникова 91 № 000002810 от 25.11.2014 г.

Подписано к печати с оригинал-макета 2.12.2016.
Формат 70х100 ¹/₁₆. Гарнитура «Петербург». Печать офсетная.
Усл. печ. л. 10,1. Тираж 1000 экз. Заказ № .

«Н.Орианда»TM 295051, Россия, Республика Крым,
г. Симферополь, ул. Калинина, 25
Тел. 8 (3652) 60-49-19, 8 (978) 726-76-68
E-mail: n-orianda@mail.ru, <http://n-orianda.ru>

Полиграфическое исполнение:
ООО «Фирма «Салта» ЛТД»
Россия, Республика Крым, г. Симферополь, ул. Коммунальная, 24/3
тел.: 8 (3652) 24-84-72. www.saltaprint.com